ARCHIV
FÜR
ZELLFORSCHUNG

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. RICHARD GOLDSCHMIDT
PRIVATDOZENT AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN



VIERTER BAND

MIT 105 TEXTFIGUREN UND 34 TAFELN



LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1910

Inhalt des vierten Bandes

Erstes Heft

Ausgegeben am 21. Dezember 1909

Seite

METHODI POPOFF, Experimentelle Zellstudien. III. Über einige Ursachen der physiologischen Depression der Zelle. (Mit 3 Fig. im Text u. Taf. I—II) 1

WILHELM FRIES, Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von Branchipus Grub. und der parthenogenetischen Generationen von Artemia salina. (Mit Taf. III—V) 44

R. GOLDSCHMIDT, Das Skelett der Muskelzelle von Ascaris nebst Bemerkungen über den Chromidialapparat der Metazoenzelle. (Mit 3 Fig. im Text u. Taf. VI—IX) 81

ALICE M. BORING, A small chromosome in Ascaris megalocephala. (With plate X) 120

TH. BOVERI, Über »Geschlechtschromosomen« bei Nematoden. (Mit 2 Fig. im Text) 132

THEODOR MOROFF, Entwicklung der Nesselzellen bei Anemonia. Ein Beitrag zur Physiologie des Zellkerns). (Mit 57 Fig. im Text) 142

Zweites und Drittes Heft

Ausgegeben am 8. Februar 1910

MAX JÖRGENSEN, Beiträge zur Kenntnis der Eibildung, Reifung, Befruchtung und Furchung bei Schwämmen (Syconen). (Mit 1 Fig. im Text und Taf. XI—XV) 163

H. E. JORDAN, A cytological study of the egg of Cumingia with special reference to the history of the chromosomes and the centrosome. (With plates XVI—XVIII) 243

M. v. DERSCHAU, Zur Frage eines Makronucleus der Pflanzenzelle. (Mit 8 Fig. im Text) 254

JULIUS SCHAXEL, Die Morphologie des Eiwachstums und der Follikelbildungen bei den Ascidien. Ein Beitrag zur Frage der Chromidien bei Metazoen. (Mit 1 Fig. im Text u. Taf. XIX—XXI) 265

HUBERT ERHARD, Studien über Flimmerzellen. (Mit 16 Fig. im Text u. Taf. XXIII u. XXIV) 309

Viertes Heft

Ausgegeben am 8. März 1910

Seite

Stanisław Maziarski, Sur les changements morphologiques de la structure nucléaire dans les cellules glandulaires. Contribution à l'étude du noyau cellulaire. (Avec planches XXIV—XXVII) 443

J. Duesberg, Les chondriosomes des cellules embryonnaires du poulet, et leur rôle dans la genèse des myofibrilles, avec quelques observations sur le développement des fibres musculaires striées. (Avec 10 figures dans le texte et planches XXVIII—XXX) 602

Max Dingler, Über die Spermatogenese des Dicrocoelium lanceatum Stil. et Hass. (Distomum lanceolatum). (Mit 4 Fig. im Text u. Taf. XXXI bis XXXIV) 672

Experimentelle Zellstudien.

III. Über einige Ursachen der physiologischen Depression der Zelle.

Von

Dr. Methodi Popoff.

(Aus dem Zoologischen Institnt in München.)

Hierzu 3 Textfiguren und Tafel I—II.

Inhalt.

Einleitung.

Die Zelldepression als eine physiologische Notwendigkeit im Zellenleben. Fragestellung. Mögliche Ursachen der Depression. Störung in den Assimilations- und Desassimilationsprozessen? Die dafür sprechenden Befunde bei den Protozoen- und den Geschlechtszellen der Metazoen. Künstliche Versetzung der Zelle in Depressionszustand. Experimentelles Verfahren. Begründung desselben.

Experimenteller Teil.

1. Versuche mit Kohlensäure — Versnchsobjekt *Stylonychia mytilus.*
2. Versuche mit Ammoniak — Versuchsobjekt *Paramaecium caudatum.*
3. Versuche mit Harnstoff, Magnesiumchlorid, Magnesiumsulfat, Kochsalz, Traubenzucker. Versuchsobjekt *Paramaecium caudatum.*

Zusammenfassung der experimentellen Ergebnisse. Ähnlichkeit der erzielten Veränderungen mit denjenigen, die sich während der Depression der Zelle bemerkbar machen. Anlauf znr Konjugation. Schlußfolgernngen. Die vorliegenden Experimente als eine neue Stütze dieser Anschauung. — Vergleich der experimentellen Befunde mit den Erscheinungen der künstlichen Parthenogenese. Die dafür sprechenden Gründe.

Zusammenfassnng.

Einleitung.

Vor etwa 30 Jahren, als man die Protozoen noch nicht gut kultivieren konnte, war man, um sich ein Bild von den Lebenserscheinungen dieser Organismen machen zu können, auf zufällige Beobachtungen oder auf Erfahrungen, die an nur einige Tage lang dauernden Kulturen gesammelt werden konnten, angewiesen. Diese Beobachtungen haben nun immer wieder die Tatsache bestätigt, daß einer der verbreitetsten Fortpflanzungsmodi bei den Protozoen die Zweiteilung ist. Zwar hatten die wichtigen Beobachtungen Balbianis, Bütschlis, speziell an den Infusorien, die Konjugation als eine andre, weit verbreitete Fortpflanzungsart aufgedeckt, es blieb aber der Zusammenhang zwischen diesen zwei Fortpflanzungsarten — der Zweiteilung und der Konjugation — unaufgeklärt; die Erforschung ihrer Reihenfolge und ihrer Wechselbeziehungen bedurfte einer weiteren Ausarbeitung und Vertiefung.

In dieses Stadium unsrer Kenntnisse fällt eine wichtige Verallgemeinerung Weismanns über die Lebenserscheinungen der Protozoen. Von der Tatsache ausgehend, daß die Protozoen, speziell die Infusorien, in jeder Massenkultur sich gewöhnlich durch Zweiteilung vermehren, hat Weismann die Hypothese aufgestellt, daß diese Organismen sich ins Unendliche durch Teilung vermehren können, ohne dabei irgendwelche Schwächung ihrer Funktionen zu erleiden, oder mit andern Worten ausgedrückt, die Protozoen sind — von dem Hinzutreten gewaltsamer äußerer Umänderungen abgesehen, die dem Leben der Protozoen ein Ende setzen können — potentiell unsterblich. Indem Weismann diese seine Auslegungen auf die Geschlechtszellen der Metazoen übertrug und sie mit seinen streng durchgedachten Vererbungstheorien verknüpfte, hat er weiter die These aufgestellt, daß die Geschlechtszellen der Metazoen eine durchgehende, ununterbrochene Kette darstellen, indem sie allein von allen Zellen eines Metazoenindividuums die Eigenschaften der Unsterblichkeit einer Protozoenzelle besitzen. Diese Auslegungen fanden ihren logischen Abschluß in der Aufstellung der Lehre von der Kontinuität des Keimplasmas.

Die weitere Entwicklung unsrer Kenntnisse über die Fortpflanzung der Protozoen war aber nicht dazu angetan, diesen geistreichen Auslegungen als Stütze zu dienen. Es sind hauptsächlich die Untersuchungen dreier Forscher, welche die biologische Seite der Fortpflanzung der Protozoen einer Klärung zugeführt haben.

Durch seine ausgedehnten und zum erstenmal ununterbrochen jahrelang geführten Kulturen von Infusorien konnte Maupas nachweisen, daß die andauernde Vermehrung durch Zweiteilung bei den Infusorien schließlich zu Mißständen in der Zelle führt, welche in der Verlangsamung der Teilungsrate, in dem Unregelmäßigwerden des Körpers und in Umänderungen im Kernapparat ihren Ausdruck finden. Diese letzte Periode des Zellenlebens, welche Maupas mit dem Altern der Metazoen verglich und sie als Dégénérescence sénile bezeichnete, führt zu einem Erwachen des Konjugationstriebes in der Kultur. Unterbleibt aber aus irgend welchen Gründen (Näheres darüber siehe in meiner Arbeit »Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen«) die Konjugation, so ist die Kultur dem Tode geweiht.

Die späteren Untersuchungen Calkins (*Paramaecium*) und R. Hertwigs (*Actinosphaerium*, *Dileptus*) haben ferner gezeigt, daß der Verlauf einer Protozoenkultur noch andre Eigentümlichkeiten aufweist, die dem französischen Forscher entgangen waren, nämlich, daß im Laufe einer Protozoenkultur noch vor der Periode der Dégénérescence sénile Maupas', oder wie sie Hertwig nannte, der Periode der physiologischen Degeneration, Momente auftreten, in welchen die Lebensfunktionen der Zelle eine Verlangsamung und eine mehr oder weniger tiefe Störung erfahren. Das sind die Perioden, welche Calkins mit dem Namen Depressionsperioden bezeichnete. Hertwigs Untersuchungen haben weiter ergeben, daß während dieser Depressionsperioden eine Kernhypertrophie der Zelle sich bemerkbar macht.

Die von mir für die Nachprüfung dieser letzten Befunde unternommenen Untersuchungen mit dem Infusor *Stylonychia mytilus* ergaben nun, daß mit der Zeit die Depressionsperioden immer tiefer und schwerer zu überwinden waren, bis sie schließlich mit dem Tode der Kultur endeten (»Depression der Protozoenzelle usw.«). Während der Depressionsperioden war es zu bemerken, daß die Tiere sehr träge Bewegungen ausführten, die Nahrungsaufnahme hörte vollständig auf, und die vor dem Eintreten der Depression aufgenommene Nahrung konnte nicht vollständig verdaut werden. Nach einigen Tagen erholten sich manche Tiere von dieser schweren Funktionsstörung und vermehrten sich weiter durch lebhafte Teilungen. Außerdem konnte ich die Beobachtung Maupas', Hertwigs, Prowazeks usw., daß während der Depressionsperioden eine Neigung zur geschlechtlichen Fortpflanzung auftritt, bestätigen. Die morphologische Untersuchung der Depressionstiere ergab folgendes: Der Makronucleus zeigte eine sehr

starke Vergrößerung und vielfach auch eine Vacuolisierung. Die Kernform wurde allmählich unregelmäßig, gelappt, plump, bis schließlich solch ein Kern einer allmählichen Zerstücklung anheimfiel. Der Grad der Kernvergrößerung ging Hand in Hand mit der Tiefe des Depressionszustandes. In engem Zusammenhang damit fand auch eine Vermehrung der Mikronuclei statt, eine Erscheinung, die nur bei der Teilung der Zelle und sonst hauptsächlich während der Konjugation einzutreten pflegt.

Dieser periodische Wechsel von Zeiten starker Funktion und Perioden einer herabgesetzten Lebenstätigkeit ist aber nicht nur bei den einzelligen Organismen zu beobachten. Vielmehr ist er als eine allgemeine Zellerscheinung anzusehen. Zu dieser letzten Auffassung zwingen uns die Beobachtungen an vielzelligen Organismen.

So konnte Harry Marcus bei der Entwicklung der Thymus (Untersuchungsobjekt — die Gymnophione *Hypogeophis*), besonders in ihren letzten Perioden, das Auftreten von Zellenzuständen (Vergrößerung des Kerns, Lappigwerden desselben, Kernzerstücklung, anormale Mitosen usw.) feststellen, die mit denjenigen, welche man während der Depressionsperioden der Protozoen beobachten kann, in Parallele zu setzen sind (Marcus).

Viel ausgesprochener treten alle diese Erscheinungen bei den Geschlechtszellen auf. Halten wir uns etwas länger bei diesem letzten Punkt auf.

Da die Geschlechtszellen eines Metazoons in keinen Gewebsverband eintreten und an der Ausübung der verschiedenen Funktionen des Organismus keinen Anteil nehmen, entgehen sie der Zellspezialisierung und behalten dadurch die Funktionen einer Protozoenzelle. Wie diese letzteren, so geraten auch die Geschlechtszellen im Laufe ihres fortgesetzten Wachstums und ihrer Vermehrung in Zustände, in welchen die normale Ausübung der Lebensvorgänge gestört wird. In den »Experimentellen Zellstudien I« habe ich eingehend auf diejenigen Momente in der Entwicklung der Geschlechtszellen hingewiesen, die sich als Depressionszustände auffassen lassen. Ich werde sie hier kurz erwähnen, da sie für unsre späteren Ausführungen von Bedeutung sind.

In der Vermehrungsperiode der Geschlechtszellen treten von Zeit zu Zeit Zustände ein, die durch gelappte Kerne charakterisiert sind. Die Ähnlichkeit dieser letzteren mit den gelappten Kernen eines Infusors ist geradezu überraschend. In beiden Fällen trennen sich ganze Stücke vom Kern ab, um nachher im Plasma resorbiert zu

werden. Noch auffallender sind diese Zustände während der Wachstumsperiode der Geschlechtszellen zu beobachten. So habe ich in einer meiner früheren Arbeiten (»Eibildung bei *Paludina* usw.«) als Folge solcher Erschwerung der Funktionen auf die massenhafte Degeneration von Zellen hingewiesen, die immer nach bestimmten Stadien, nämlich nach dem Synapsis- und Dictylenstadium und vor der Reifung der Eier auftreten — und die ich unter dem Namen Degenerationswellen zusammenfaßte.

Die auffallendste Folgeerscheinung dieser Funktionsstörung der Zelle ist aber die Dotterbildung, Fettbildung und dergl. Diese bis jetzt immer nur aus dem Zweckmäßigkeitsprinzip erklärten Erscheinungen habe ich versucht in einen andern Zusammenhang zu bringen und ihr Auftreten vom physiologischen Standpunkt aus verständlich zu machen. Wenn man nämlich den Zeitpunkt des Auftretens dieser »Reservestoffe« berücksichtigt, so fällt es auf, daß er immer in Perioden einzutreten pflegt, bei welchen die Geschlechtszellen unter Erschwerung ihrer Zellfunktionen zu leiden haben. (Siehe »Experim. Zellstudien I.«) Die während dieser Periode von außen der Zelle zugeführte Nahrung kann infolgedessen nicht mehr weiter zu Plasma synthetisiert werden und bleibt als eine niedrigere synthetische Stufe im Plasmakörper liegen[1]. Als Stütze für diese Erklärungsweise habe ich nicht allein die vielen aus der pathologischen Anatomie bekannten Fälle von Fett-, Dotterbildung usw. bei den in Funktionsstörung sich befindenden Zellen angeführt, sondern auch das verfrühte Einsetzen der Dotterbildungsprozesse bei den Geschlechtszellen, sobald diese letzteren durch irgendwelche ungewöhnlichen Entwicklungszustände (Ernährungsstörung usw.) früher als normal in Depression geraten. Solch einen Fall haben wir im BIDDERschen Organ der Bufoniden. Bei der Entwicklung dieses Organs kommen die Geschlechtszellen infolge von Entwicklungsstörungen nicht über das Synapsisstadium hinaus. Eine Folge davon ist, daß die Ablagerung des Dotters in Form von großen Dotterschollen in einer viel früheren Periode auftritt, als dies normalerweise der Fall ist.

Wenn man das bisher Gesagte genau durchsieht, so erscheint der Schluß berechtigt, daß die Zelle von Zeit zu Zeit in einen Zustand von erschwerter Funktion eintritt. Diese Störung kann so stark werden, daß viele Zellen daran zugrunde gehen. Worin liegt nun

[1] Über den Anteil der im Plasma liegenden Chromidien bei der Dotterbildung siehe in den »Experim. Zellstudien. I.«

die Ursache dieses periodischen Auftretens von Depressionszuständen? Ist sie in dem Wechsel der äußeren Existenzbedingungen zu suchen, oder liegen ihre Ursachen in den im Laufe der Generationen allmählich sich ausbildenden Mißständen in der Zelle selbst?

Für die Beantwortung dieser letzten Frage müssen wir die äußeren Einflüsse, denen eine gut geführte Protozoenkultur ausgesetzt ist, näher betrachten. Es ergibt sich dabei folgendes: alle die vorher erwähnten Kulturen — *Paramaecium*, *Stylonychia*, *Actinosphaerium* — werden immer auf ein und dieselbe Weise geführt[1]); es wird

[1]) Hier möchte ich die Gelegenheit benutzen, den von PAOLO ENRIQUES gemachten Einwänden gegen die Richtigkeit meiner Angaben über das Vorhandensein von Depressionsperioden bei dem Infusor *Stylonychia mytilus* (»Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen«) entgegenzutreten. PAOLO ENRIQUES behauptet nämlich, daß meine Kultivierungsmethode so unvollkommen gewesen ist, daß ich Opfer großer Irrtümer (wie z. B. Intoxikation meiner Kulturen durch Bakterien und dergleichen mehr) geworden bin. Sehen wir daher, ob diese Einwände ENRIQUES' mir gegenüber berechtigt sind.

In meiner oben erwähnten Arbeit habe ich die von mir angewandte Züchtungsmethode folgendermaßen kurz angegeben; »Die Stylonychien wurden in dicht schließenden Uhrschälchen kultiviert. Als Nahrung wurde Colpidium benutzt. Dieses holotriche Infusor ist leicht immer in großen Mengen zu haben, indem man Blätter von Kopfsalat in ein größeres Glas mit Wasser bringt. Dieselben müssen gut gewaschen sein, um die anhaftenden Cysten möglichst zu entfernen. 2 oder 3 Tage später, nachdem eine schwache Fäulnis in dem Glas sich entwickelt hat, bringt man einige Colpidien in die Kultur hinein. Dies genügt, daß nach weiteren 3—4 Tagen die Kultur von Colpidien wimmelt. Man muß immer darauf achten, daß die Fäulnis in der Kultur sich nicht zu sehr entwickelt, da die Stylonychien eine solche Nahrung nicht vertragen. Man gießt am besten aller 2 Tage die Hälfte von dem Wasser der Futterkultur ab, füllt frisches Brunnenwasser nach und bringt wieder dazu einige frische Salatblätter. Die den Stylonychien zugeführte Nahrung muß in kleinen Portionen sorgfältig mit einer starken Lupe durchmustert werden, damit man versichert ist, daß keine andern Infusorien sich darin befinden. Wird zufällig die Futterkultur durch Oxytrichen oder andre Raubinfusorien verunreinigt, so ist sie nicht mehr brauchbar. Das Wasser und die Nahrung der Stylonychienkultur muß unbedingt jeden Tag gründlich gewechselt werden«. (Im Original gesperrt. — »Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen — Festschrift für HERTWIG«. Archiv f. Protistenkunde. S. 44—45). Ich hätte damals noch die folgenden Einzelheiten hinzufügen sollen: Die den Stylonychien verabreichte Nahrung von Colpidien und Cynetochilum wurde auf folgende Weise vorbereitet. Ein noch ganz frisches Salatblatt wurde jedesmal von der Kultur mit einer Pinzette herausgenommen und in einem großen Uhrschälchen abgetupft. Die auf diese Weise erhaltenen paar Tropfen waren weißlich von den darin sich befindenden Colpidien. Diese konzentrierte Nährflüssigkeit wurde dann nochmals in einem andern Uhrschälchen mit Wasser sehr sorgfältig ausgewaschen, dann wieder konzentriert und erst dann in das die Stylonychien enthaltende Uhrschälchen hineingetan. Auf diese Weise kam von der Colpidienkultur fast

dabei immer die gleiche, peinlich gereinigte Nahrung zugegeben und das Wasser in den Kulturgläschen jeden Tag gründlich gewechselt. Bei diesen Existenzbedingungen vermehren sich die Tiere eine gewisse Zeit ausgezeichnet — ohne irgend welche Anzeichen von Schädigungen aufzuweisen. Nach 1—1$^1/_2$ monatiger starker Ver-

---

gar kein Tropfen Wasser in die Stylonychienkultur hinein. Für eine Anhäufung von Bakterien oder von Desassimilationsprodukten kann bei solch einer Kulturführung nicht die Rede sein.

Diese meine Angaben hat nun ENRIQUES in folgenden Worten zusammengefaßt: »Was seine (POPOFFS) Technik betrifft, so läßt er zehn Stylonychien in einer Kultur leben und reduziert sie jeden Tag auf dieselbe Zahl (das trifft ausnahmsweise zu — Anmerk. POPOFF); die Flüssigkeit ist jeden Tag substituiert, mit Kopfsalatinfus, wo viele Colpidien leben; es scheint aber, daß er die kleinen Kulturgläser nicht wechselte (gesperrt von mir); das ist eine sehr wichtige Vorsicht, da die Flüssigkeit, die der Glasoberfläche anhängt, oft zu reich an Bakterien ist, so daß es nicht genügt, die Flüssigkeit zu wechseln«. Nach dieser Wiedergabe meiner Kultivierungsmethoden fährt ENRIQUES fort: »Die Schwingungen, die POPOFF beobachtet hat, können von so vielen äußeren Bedingungen verursacht werden, daß die echten Eigentümlichkeiten des Organismus vollständig verborgen da sind. Der Schluß von POPOFF würde dann als richtig betrachtet werden können, wenn keine unregelmäßig wellenförmigen Einflüsse von der Umgebung ausgeübt worden wären. Das ist aber vollständig falsch. Wir wissen in der Tat, daß die Teilungsfrequenz von vielen äußeren Faktoren beeinflußt wird, sie ist eine Funktion von vielen Variablen, besonders von den Nahrungsbedingungen, der Temperatur, Bakterienwirkung usw. Ein Kopfsalatinfus ist kein konstantes Nahrungsmittel, auch wenn es immer eine bestimmte Zeit vor dem Gebrauch präpariert wird; sonst ist auch die Quantität der Nährungsflüssigkeit nicht konstant, die den Infusorien gegeben wird. Die Temperatur war natürlich nicht konstant (bei mir steht auf S. 45 »Depression der Protozoenzelle usw.« wörtlich das folgende: »Die Kultur habe ich bei Zimmertemperatur, welche während der ganzen Zeit zwischen 17°—19° schwankte, fortgeführt«). Es folgt von diesen Tatsachen, daß die Stylonychien sich mit einer unregelmäßigen Frequenz teilen müssen; das wäre nur verhindert, wenn die Infusorien den oben zitierten Einflüssen gegenüber nicht so empfindlich wären, wie es zu bekannt ist, um es noch zu betonen«. (ENRIQUES — »Die Konjugation und sexuelle Differenzierung der Infusorien«. — Arch. f. Protistenkunde. Bd. 12, S. 264—265).

Aus diesen Zitaten tritt deutlich die Art und Weise hervor, wie ENRIQUES die Arbeiten andrer beurteilt. Es ist daher nicht zu verwundern, daß ich in meinen früheren Arbeiten (worauf ENRIQUES hinweist) seine Angaben über das Nichtvorhandensein von Dégénérescence sénile nicht berücksichtigt habe. Dies tue ich auch jetzt mit einigem Bedenken; denn ich glaube, daß nur eine ruhige und unvoreingenommene Betrachtung der Befunde andrer Forscher geeignet sein kann, eine wissenschaftliche Frage klarzulegen.

Hinzufügen möchte ich nur, daß die Angaben ENRIQUES über das Nichtvorhandensein von Depressionsperioden bei *Glaucoma scintillans* sehr wahrscheinlich auf das zu starke Sichvermehrenlassen der Kulturen (Nahrung — Bakterienheuinfus) und die dadurch erschwerte Beobachtung zurückzuführen sind.

mehrung treten aber Funktionsbehinderungen der Zelle ein, die nach einer Dauer von 2—3 Tagen wieder aufhören: die Kultur nimmt von neuem ihren normalen Lauf. Da in allen diesen Fällen die äußeren Bedingungen gleichgeblieben sind, so ist es ausgeschlossen, daß die Ursachen der Depression außerhalb der Zelle liegen. Was aber entschieden gegen solch eine Auslegung der Befunde spricht, ist folgendes: Führt man gleichzeitig nebeneinander ein Paar Stylonychienkulturen z. B., welche von verschiedenem Ausgangsmaterial angelegt worden sind, so fällt es auf, daß die Zeit des Auftretens der Depressionsperioden eine ganz verschiedene ist. Die Kulturen sind in allen diesen Fällen jeden Tag mit der gleichen Nahrung und dem ganz gleichen Wasser versehen worden. Sollten nun die Ursachen der Depression in einem plötzlichen Wechsel der äußeren Bedingungen liegen, so müßten alle parallel nebeneinander geführten Kulturen auch gleichzeitig die Depressionserscheinungen aufweisen und nicht, wie es der Fall ist, die eine Kultur sich in Depression befinden, in einer Zeit, wo die andre in der lebhaftesten Vermehrung begriffen war (siehe die diesbezüglichen Angaben auch in der Arbeit »Depression der Protozoenzelle usw.«).

Alle diese Umstände deuten daraufhin, daß die Ursachen einer normal auftretenden Depression in der Zelle selbst zu suchen sind. Für diese letztere Auffassung sprechen außerdem alle die Erfahrungen, die wir an den Geschlechtszellen der Metazoen gemacht haben. Da haben wir Zellen vor uns, die von dem Einfluß der äußeren Bedingungen ganz abgeschlossen sind. Trotzdem läßt sich auch bei diesen Zellen ein wellenförmiger Verlauf der Lebenserscheinungen nachweisen.

Es müssen also infolge der langdauernden Funktion der Zelle allmählich sich Mißstände ausbilden, welche die Zellfunktionen zum Stocken bringen. Welcher Art können nun diese Störungen sein? Die Beobachtungen an Depressionszellen können uns hier auch als Wegweiser dienen. Unterziehen wir deshalb das vorher über die Physiologie der Depressionszellen Mitgeteilte einer zusammenhängenden Durchsicht.

Während der Depressionsperiode ist eine allgemeine Sistierung der Nahrungsaufnahme zu konstatieren; die vorher aufgenommene und im Körper sich befindende Nahrung kann außerdem nicht vollkommen verdaut werden; die Synthese der lebenden Substanz kommt zum Stillstand. Gleichzeitig damit treten in der Zelle Anhäufungen von Fett-, Dottersubstanzen und dergl. auf. Dafür spricht bei den

Protozoen das graue Aussehen des Protoplasmas der Depressionstiere. Zu dieser Kategorie von Erscheinungen gehört auch das Auftreten dotterähnlicher Anhäufungen bei den in der geschlechtlichen Fortpflanzung sich befindenden Actinosphaerien (Näheres darüber siehe in den »Experimentellen Zellstudien I«, Abschnitt 2). Für eine ähnliche Störung der Assimilationsprozesse spricht auch das Auftreten von Dotteranhäufungen in den Geschlechtszellen, bei welchen dieser Prozeß mit den morphologisch leicht nachweisbaren Störungen in der Zelle zusammenfällt.

Diese Störung der Lebensprozesse spricht für eine Abnahme der Oxydationsprozesse in der Zelle selbst. Alles dies wird aber auch eine Änderung der Desassimilationsprozesse der Zelle zur Folge haben. Sollten nun alle diese Auslegungen über die möglichen Ursachen der Depression das Richtige treffen, so muß es möglich sein, die Depression auch experimentell hervorzurufen. Für diesen Zweck würde es genügen, die Zelle in ungünstige Bedingungen für die Ausübung ihrer Lebensfunktionen zu versetzen. Und zwar kann das experimentell dadurch erreicht werden, daß man die Desassimilationsprozesse in falsche Bahnen leitet, z. B. durch eine Erschwerung in der Ausscheidung der Abbauprodukte, wie Kohlensäure, Ammoniak usw.

Für die große Wahrscheinlichkeit aller dieser Auslegungen sprechen einige Beobachtungen an somatischen Zellen, die gleichsam auf von der Natur angestellte Experimente sich beziehen.

Bei seinen Untersuchungen über die weitgehenden Umänderungen, welchen der Froschdarm während der Metamorphose unterworfen ist, hat Eduard Reichenow Zellzustände feststellen können, wie z. B. Vergrößerung und Zerstückelung der Kerne, Auftreten von Dotterniederschlägen im Plasma, Aufhebung der Teilungsfähigkeit der Zellen usw., die vollkommen den Umänderungen bei den Depressionszellen entsprechen. Diese Depressionserscheinungen führten in der Mehrzahl der Fälle zu einer ausgiebigen Degeneration in den Darmepithelzellen. Das Auftreten dieser Depression in den Darmepithelien führt Reichenow mit Recht auf eine durch die Zusammenziehung der Mucosa- und Submuscularisschichten verursachte Störung in der Blutzufuhr zu den Darmzellenschichten zurück. Das Aufhören der Blutzirkulation wird aber nach dem oben Gesagten folgendes mit sich bringen müssen: Die Ernährung der Zellen wird herabgesetzt (siehe Reichenows Arbeit); noch rascher wird sich aber eine ungenügende Oxydation in der Zelle einstellen; der Mangel an Blutzirkulation wird außerdem auch eine Anhäufung von Desassimilations-

produkten, wie Kohlensäure, Ammoniak usw. in der Zelle nach sich ziehen, da diesen Produkten die Möglichkeit, nach außen zu gelangen, genommen worden ist. Diese Umstände führen die Zellen zu einer Depression.

Alle diese Auslegungen sind maßgebend gewesen für die Aufnahme und experimentelle Nachprüfung der Frage über die Depression. Diese Versuche wurden an Infusorien vorgenommen. Über ihren Verlauf und ihre Endergebnisse werde ich im nachfolgenden berichten. Und zwar lasse ich zuerst die genaue Begründung und Beschreibung jeder Versuchsanordnung und die durch die Experimente erzielten physiologischen und morphologischen Umänderungen in der Zelle der Reihe nach folgen. Eine Zusammenfassung der Resultate und eine Besprechung der Tragweite derselben werde ich zum Schluß in einem besonderen Kapitel geben.

Experimenteller Teil.

I.

Versuche mit kohlensäurehaltigem Wasser.

Durch die Anwendung von kohlensäurehaltigem Wasser wurde versucht: erstens eine Verminderung der Oxydationsvorgänge in der Zelle und dadurch eine Störung in der Assimilationstätigkeit derderselben hervorzurufen; zweitens hatte das Kultivieren in kohlensäurehaltigem Wasser den Zweck, die Ausscheidung der als Dessassimilationsprodukt entstehenden Kohlensäure aus der Zelle zu verhindern: durch das umgebende kohlensäurehaltige Medium wird die Diffussion der in der Zelle gebildeten Kohlensäure erschwert werden. Für die Experimente bediente ich mich mit Kohlensäure gesättigten Wassers, das ich mit Normalwasser (1/3 abgekochtes und 2/3 Brunnenwasser) in verschiedenen Proportionen mischte, nämlich:

Erste Versuchsgruppe.

a) 5 Versuche mit gesättigtem kohlensauren Wasser,
b) 2 » » 1/6 Normalwasser + 5/6 kohlensaur. Wasser,
c) 2 » » 1/5 + 4/5 » »
d) 4 » » 1/4 » + 3/4 » »
e) 2 » » 1/3 » + 2/3 » »
f) 5 » » 1/2 » + 1/2 » »
g) 4 » » 2/3 » + 1/3 » »
h) 4 » » 3/4 » + 1/4 » »

Als Versuchsobjekt diente *Stylonychia mytilus*, die ich nach der schon angegebenen Methode (siehe Fußnote S. 6—7) drei Monate lang in sehr starken Kulturen gezüchtet habe. Daß ich *Stylonychia* wählte, hatte nicht nur den Grund, daß ich an demselben Infusor die normalerweise auftretenden Depressionserscheinungen früher (»Depression der Protozoenzelle usw.«) genau studiert habe, sondern daß dieses Infusor auch sehr empfindlich gegen Sauerstoffmangel ist. Die Versuche wurden in dicht schließenden Uhrschälchen ausgeführt. Im Fall, daß der Versuch mehr als 12 Stunden dauerte, wurde die Versuchsflüssigkeit und die aus ein paar Tropfen bestehende, stark konzentrierte Nahrung von Colpidien und Cynetochilum alle 12 Stunden gewechselt. Auf diese Weise wurde eine mögliche Anhäufung von Desassimilationsprodukten in der Kulturflüssigkeit, welche die Resultate beeinflussen konnten, vermieden. — Die Ausgangsnormalkultur von Stylonychien, die für die Versuche verwendet wurde, diente gleichzeitig als Kontrollkultur. Es wurden jeden zweiten Tag von dieser Kultur Tiere abgetötet und auf ihre Kernverhältnisse hin untersucht.

Verlauf der Versuche.

Hier werde ich ein zusammenhängendes Bild von der Einwirkung der Kohlensäure in verschiedener Konzentration auf den Verlauf der Experimente geben; die sich bei jeder Versuchsanordnung ergebenden Einzelheiten werde ich unten als Randbemerkung anführen[1]).

[1]) Auszug aus einigen Protokollen der ersten Versuchsgruppe;

1. Am 24. VII. 08 — 3h nachm. sechs ausgewachsene Stylonychien — nicht weit vor der Teilung — in $^5/_6$ kohlensaures Wasser und $^1/_6$ Normalwasser getan. Nach 2—3 Minuten sind drei Tiere zerfallen. Die andern haben allmählich eine unregelmäßige Form angenommen. Der Körper zeigte Plasmavorwölbungen, die Cilien der adoralen Zone fingen an, schwächer und unregelmäßig zu schlagen. Vorwärtsbewegungen sehr langsam. Mit Vorliebe führen die Tiere um einen fixen Punkt Drehbewegungen aus. Bei diesen Bewegungen bleiben sie manchmal mit einer Plasmavorwölbung an der Unterlage haften, und bei den Versuchen, sich loszumachen, zieht sich das Plasma fadenförmig aus. Nach 2—3 Minuten habe ich das Gemisch in $^1/_2$ CO_2-Wasser + $^1/_2$ Normalwasser umgewandelt. Am 25. VII. — 9h vorm. — Zwei Stylonychien: keine Teilung eingetreten. Die Kultur abgetötet.

2. Am 2. VIII. 08 — 3h nachm. 30 ganz ausgewachsene Stylonychien in $^5/_6$ CO_2-Wasser + $^1/_6$ Normalwasser getan. Die Tiere zeigen auf einmal sehr schwache und unkoordinierte Bewegungen. Bei längerem Verbleiben in der Mischung beginnen Zerfallserscheinungen des Plasmas, indem einzelne Plasmatropfen vom Körper abgeschnürt werden. Auf diese Weise nimmt der Körper

Überträgt man Stylonychien in gesättigtes kohlensaures Wasser, so merkt man, daß die Bewegungen der Tiere auf einmal sehr langsam werden. Die Vorwärtsbewegung hört fast ganz auf, und die Tiere beginnen an ein und derselben Stelle Drehbewegungen auszuführen. Ein paar Sekunden später nimmt der Körper eine ganz unregelmäßige Gestalt an. Gleich darauf fangen Tropfen vom Protoplasma an, über die Körperoberfläche hervorzuquellen und sich abzuschnüren, was in höchstens 1—2 Minuten zum vollständigen Zerfall der Tiere führt. Auffallend dabei ist, daß nicht alle Tiere gleichzeitig dem Zerfließen anheimfallen; — manche Individuen überleben

kleinere Dimensionen als gewöhnlich an. Das aber, was am meisten auffällt, ist das sehr rasche Resorbieren der Schwanzborsten, das in ein paar Minuten vorsichgeht. Die auf diese Weise ohne Schwanzborsten gebliebenen Tiere habe ich in reines Wasser getan. Um 4^h nachm. waren die Schwanzborsten noch nicht regeneriert. Am 3. VIII. — 10^h vorm. Die Tiere ganz normal. Die Schwanzborsten regeneriert. Die in dem Versuchsgemisch gebliebenen Tiere alle zerflossen.

3. Am 25. VI. 08 — 2^{40} nachm. 25 Stylonychien in $3/4$ CO_2-Wasser + $1/4$ Normalwasser getan. Am 26. VI. — $10^1/_2$ vorm. nur noch zwei Tiere am Leben geblieben, die andern zerflossen. Die zwei Tiere abgetötet.

4. Am 25. VI 08 — 3^h nachm. 25 Stylonychien in $3/5$ CO_2-Wasser + $2/5$ Normalwasser getan. Am 26. VI. 11^h vorm. nur noch 20 Tiere. Sieben davon abgetötet. Mit den übrigen 13 führe ich die Kultur weiter. 27. VI. — 1^{20} nachm. 13 Tiere, dieselben sehen normal aus. 28. VI. 11^h vorm. 14 Tiere, munter aussehend. 29. VI. — 11^h vorm. 23 Tiere, die meisten sehr klein, nur zwei bis drei von der normalen Größe. 30. VI. — 10^h vorm. 29 Tiere, bei manchen das Plasma stark vacuolisiert. 1. VII. — 7^h nachm. Nur 17 Tiere, sehr schwach beweglich; manche mit abnormer Körperform. Nur zwei bis drei Tiere noch munter. Alle abgetötet.

5. Am 23. VI. 08 — 2^{30} nachm. 20 Stylonychien in $3/4$ CO_2-Wasser + $1/4$ Normalwasser getan. 24. VI. — $8^3/_4{}^h$ vorm. Nur noch vier Tiere übriggeblieben, die andern abgestorben und zerflossen. Auffallend ist, daß die überlebenden Tiere munter aussehen. Zwei von denselben kultivierte ich weiter, die übrigen zwei abgetötet. Eins von diesen letzteren ist von normaler Körpergestalt; das andre ist in der Mitte eingeengt. Das hintere Ende ist zugespitzt nnd seitlich gebogen. Die Borsten zeigen Unregelmäßigkeiten. Beim Abtöten ist dieses Tier zerflossen. 25. VI. — 10^h vorm. Nur noch ein Tier am Leben geblieben. Dasselbe ist platt gedrückt und von unregelmäßiger Körperform. 26. VI. — 10^h vorm. Das Tier gestorben.

6. Am 22. VI. — 11^{20} vorm. habe ich 20 Stylonychien in eine Mischung von $1/2$ CO_2-Wasser + $1/2$ Normalwasser getan. 23. VI. — $10^1/_2{}^h$ vorm. 20 Tiere — noch munter — keine Vermehrung eingetreten. Fünf Tiere abgetötet, die andern weiterkultiviert. 24. VI. — $10^1/_2{}^h$ vorm. Keine Teilung eingetreten. Die

ihre Genossen um etwa 1—2 Minuten. Diese individuellen Variationen, welche die einzelnen Tiere gegenüber der Einwirkung der Kohlensäure zeigen, treten noch deutlicher bei den Versuchen mit Gemischen von kohlensaurem Wasser und Normalwasser auf. In Gemischen z. B. von $^3/_4$ kohlensaurem Wasser und $^1/_4$ Normalwasser gehen schon nach 5—10 Minuten mehr als die Hälfte von den Versuchstieren an den oben erwähnten Zerfallserscheinungen zugrunde. Vor dem Eintreten dieses Momentes merkt man eine allmähliche Resorbierung der Schwanz- und Ventralborsten. Diese Erscheinung steht im Zusammen-

---

Tiere sehen normal aus. Fünf davon abgetötet. 25. VI. — $10^1/_2$ vorm. Nur acht Tiere: sieben große und ein sehr kleines. Das kleine Tier stark vacuolisiert. Beim Umsetzen der Kultur ein großes Tier zerflossen. 26. VI. — $9^1/_2{}^h$ vorm. In der Kultur nur noch zwei Tiere; die andern fünf sind gestorben und zerflossen. Die Kultur abgetötet.

7. Am 27. VI. 08 — 1^{40} nachm. 40 Stylonychien in $^1/_3$ CO_2-Wasser + $^2/_3$ Normalwasser getan. 28. VI. — 10^{15} vorm. 46 Tiere, normal aussehend. 29. VI. — $10^1/_2$ vorm. 40 Tiere, zehn davon abgetötet: drei bis vier Tiere unter den letzteren anormal, mit resorbierten Schwanzborsten. 30. VI. — 9^{40} vorm. 27 große Tiere, normal aussehend. 1. VII. — 3^h nachm. 26 Tiere, zum Teil vacuolisiert. 2. VII. — 10^h vorm. 23 Tiere, zwei davon anormal aussehend; die übrigen munter. Acht Tiere abgetötet. Die andern 15 weiterkultiviert. 3. VII. — 11^{40} vorm. Nur zehn Tiere, eins davon ganz klein und kugelig, die übrigen mittelgroß, schwach beweglich; drei mit sehr unregelmäßiger Körperform. Die ganze Kultur abgetötet.

8. Am 20. VI. 08 — 2^h nachm. Elf normale Stylonychien in ein Gemisch von $^1/_3$ CO_2-Wasser + $^2/_3$ Normalwasser getan. 5^h nachm. Die Tiere munter. 21. VI. — 10^h vorm. 15 Tiere, normal aussehend. 22. VI. — 12^h mittags. Neun Tiere von der Kultur anormal, manche mit unregelmäßiger Körperform; 15 Tiere ganz normal. Die anormalen neun Tiere abgetötet. 23. VI. — $11^1/_2$ vorm. 22 Tiere. Fünf davon sehr klein und fast abgekugelt; sechs sehr klein und schwach beweglich; die übrigen ziemlich groß und munter. Elf Tiere (die fünf kleinen und sechs von den normal aussehenden) abgetötet. 24. VI. — 11^h vorm. Keine Vermehrnng eingetreten. Beim Wasserwechsel sind drei Tiere zerflossen. Es bleiben noch sieben Tiere in der Kultur. 25. VI. — 11^h vorm. Nur noch fünf Tiere, die ziemlich normal aussehen. Beim Übertragen der Tiere in ein andres Uhrschälchen fällt ihr leichtes Zerfließen auf. Das Plasma läßt sich geradezu in Fäden ziehen. Alle Tiere abgetötet.

9. Am 19. VI. 08 — 9^h vorm. Sechs Stylonychien in $^1/_6$ CO_2-Wasser + $^5/_6$ Normalwasser getan. Um 2^h nachm. die Tiere zeigen nichts auffallendes, Bewegungen munter. Die Konzentration gesteigert im Verhältnis zu $^1/_3$ CO_2-Wasser + $^2/_3$ Normalwasser. Um 3^h nachm. ist eine Verlangsamung der Bewegungen und Abnormwerden der Körperform bemerkbar. Zwei von den Tieren abgetötet und gefärbt. Sie zeigen eine erhebliche Vergrößerung des Makronucleus. Am 20. VI. — 2^h nachm. keine Vermehrung eingetreten. Bewegungen langsam. Das Plasma undurchsichtig geworden. Um 5^h nachm. die Kultur abgetötet.

hang mit dem durch die Einwirkung der Kohlensäure eintretenden Weich- und Nachgiebigwerden der Pellicula. Dieselbe wird so weich, daß die Tiere am Boden des Uhrschälchens klebenbleiben und vielfach bei den Versuchen, davon loszukommen, die Pellicula und das Plasma sich manchmal in Fäden ziehen läßt. Diese Veränderungen treten, wenn auch viel langsamer, auch bei den an den Kohlensäuregehalt sich gewöhnenden Tiere auf. Diese letzteren zeigen zunächst eine sehr stark verlangsamte Vermehrungstätigkeit, die nach höchstens einer Teilung ganz zum Stillstand kommt. Die Tiere nehmen dann allmählich ein anormales Aussehen an, das Protoplasma wird undurchsichtig, die Borsten werden mehr oder weniger resorbiert, die Körperform wird unregelmäßig, und schließlich gehen die Tiere nach 24 Stunden zugrunde. Vermindert man noch stärker den Kohlensäuregehalt, z. B. im Verhältnis von $^1/_2$ bzw. $^1/_3$ kohlensaurem Wasser + $^1/_2$ bzw. $^2/_3$ Normalwasser, so treten im großen ganzen wieder dieselben Erscheinungen zutage, nur daß hier alles viel langsamer vor sich geht. Auch hier merkt man, daß nicht alle Tiere in gleicher Weise gegen die Kohlensäureeinwirkung reagieren, daß vielmehr eine große Anzahl von denselben, ungefähr die Hälfte, nach einiger Zeit ($^1/_2$—3 Stunden) an Erstickungs- und Zerfallserscheinungen zugrunde gehen. Der Rest zeigt eine starke Verlangsamung der Vermehrung, welche nach 1—2 Tagen, je nach dem Kohlensäuregehalt, ganz zum Stillstand kommt, wobei die Tiere allen den oben beschriebenen auffallenden Veränderungen des Plasmakörpers anheimfallen. Wegen dieses langsamen und einschleichenden Auftretens der Umänderungserscheinungen sind die schwachen Kohlensäuremischungen für die Versuche vorzuziehen. Denn auf diese Weise kann man Schritt für Schritt die Umänderungen des Körpers, das Aufhören der Nahrungsaufnahme usw. verfolgen.

Anatomisches Bild.

(Tafel I, Fig. 1—12.)

a) Umänderungen des Makronucleus.

Für die Feststellung der Umänderungen des Kernapparates habe ich im Laufe der Kulturen von Zeit zu Zeit Tiere abgetötet (Pikrinessigsäure-Boraxkarmin). Schon bei der Untersuchung von Tieren, welche in dem Kohlensäurgemisch nur 3—4 Stunden geblieben waren (starke Konzentrationen), stellte es sich heraus, daß eine Vergrößerung des Makronucleus angebahnt war. Derselbe nahm eine unregelmäßige,

der Länge nach ausgezogene Form an und wies schon nach 1—2 Stunden das Auftreten von kleinen, schwach rosa gefärbten Vacuolen auf, die sich von dem andren, kompakt bleibenden Kern scharf abhoben. Weit prägnanter waren aber diese Umänderungen, wenn man die Kohlensäureeinwirkung langsam einschleichen ließ. Nach ein- bis zweitägigem Verbleiben in schwachem kohlensäurehaltigen Wasser zeigten die Makronuclei eine auffallende Größenzunahme, die mit unregelmäßigen Vorwölbungen und Ausbuchtungen ihrer Oberfläche Hand in Hand ging. Solche stark veränderten Makronuclei sind auf den Fig. 6, 7, 8, 10, 12 zu sehen. Mit der Zeit schnürten sich einzelne Lappen von diesen stark veränderten Makronuclei ab und gaben so einem zerstückelten Kernapparate den Ursprung. Tiere mit drei bis vier Kernstücken waren nicht selten zu beobachten (Fig. 1, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11). Ähnliche Resultate ergaben alle Kohlensäureversuche. Es geht daraus hervor, daß durch die Einwirkung der Kohlensäure ein starkes Wachstum des Makronucleus ausgelöst wird. Daß dieses Wachstum nicht allein auf einer intensiveren Wasseraufnahme von seiten des Kerns beruht, beweist die nach wie vor starke Färbbarkeit des Makronucleus mit Chromatinfarbstoffen (im gegebenen Falle Boraxkarmin).

b) Umänderungen der Mikronuclei[1]).

Parallel mit der Vergrößerung des Makronucleus geht eine Vermehrung der Mikronucleuszahl vor sich. Von der Zahl 4 anfangend, erfahren die Mikronuclei eine sehr starke Vermehrung, und zwar geht dieselbe durch typische karyokinetische Teilung vor sich. Ich will das Gesagte an der Hand von Bildern an konkreten Fällen näher erläutern.

In den Fig. 10 und 12, welche Tiere, die einer Kultur mit $1/3$ CO_2 Wasser + $2/3$ Normalwasser entnommen sind (und zwar so, daß

---

[1]) Bei *Stylonychia mytilus* lassen sich nach der Zahl der Mikronuclei zwei Varietäten unterscheiden:

a) *Stylonychia mytilus* mit je zwei einem Makronucleusglied (*Stylon. mytilus* hat zwei Makronucleusglieder) anliegenden Mikronuclei. Es sind also vier Mikronuclei vorhanden. Diese Zahl vier ist bei Individuen direkt nach der Teilung festzustellen.

b) *Stylonychia mytilus* mit je einem Mikronucleus zu jedem Makronucleusglied, was zwei Mikronuclei ergibt. Diese Mikronucleuszahl ist ebenfalls direkt nach der Teilung immer zu konstatieren.

Bei den Experimenten der ersten Versuchsgruppe habe ich immer die vier Mikronuclei enthaltende *Stylonychia*-Varietät benutzt.

das Tier — Fig. 10 — 2 Tage und das andere — Fig. 12 — 5 Tage nach dem Anlegen des Versuches abgetötet worden sind), darstellen, haben wir die ersten Vorbereitungen der Mikronucleusteilung vor uns. Beide zeigen eine sehr starke Anschwellung der Mikron. und lassen eine deutliche Auflockerung der achromatischen Substanz derselben erkennen. Die Vorbereitung zu einer Mikronucleusteilung zeigt ferner einer von den Mikronuclei in Fig. 2. Dieses Tier zeigt (abgetötet zwei Tage nach dem Beginn des Experimentes — 1 Teil CO_2 Wasser + 2 Teile Normalwasser) sechs ruhende Mikronuclei und einen Mikronucleus (in der Abbildung links), der seine kompakte Struktur aufgegeben hat und einen normalen Übergang zur Teilung darstellt. Der Mikronucleus ist durch Flüssigkeitsaufnahme angeschwollen und zeigt schon eine ziemlich weit ausgebildete chromatische Struktur. Ein etwas weiter fortgeschrittenes Teilungsstadium des Mikronucleus sehen wir auch in der Fig. 4. In derselben findet sich neben den vier ruhenden Mikronuclei ein solcher, der sich im Spindelstadium befindet; eine ganz regelmäßige meridionale Anordnung der achromatischen Struktur ist aber hier noch nicht erreicht worden. Dieses Tier ist aus einer Kultur entnommen, die am 30. VI. — 11^h vorm. in kohlensaurem Wasser mit höchstens $^1/_7$ Normalwasser mit 40 Stylonychien angelegt wurde. Um $6^3/_4$ nachm. desselben Tages waren nur noch drei Tiere am Leben geblieben, von denen eins in der eben besprochenen Figur dargestellt ist. Einen Schritt weiter führt uns die Fig. 1, welche ein Tier am 3. Tag nach dem Anlegen des Experimentes (1 Teil kohlensaures Wasser + 2 Teile Normalwasser) darstellt. Dort sehen wir zunächst zwei ruhende kompakte Mikronuclei. Die zwei übrigen Mikronuclei befinden sich gerade im Spindelstadium. Die Spindel links zeigt eine ganz normale Ausbildung: man sieht die ausgezogene Mikronucleusmembran und außerdem die schon deutlich ausgebildeten Spindelfasern von dem einen Pol bis zu dem andern verlaufen. In der Mitte der Spindel ist eine Anhäufung von kleinen, stark rot färbbaren Chromatinkörnchen sichtbar, die auf den einzelnen Spindelfasern aufgelagert sind. Der Mikronucleus rechts oben stellt eine Spindel in Polansicht dar. Auch dort merkt man die einzelnen, in diesem Falle im optischen Querschnitt gelagerten Chromatinanhäufungen.

Alle diese öfters zu treffenden Teilungsstadien des Mikronucleus deuten darauf hin, daß die Vermehrung der Mikronuclei auf ganz normale Weise vor sich geht, d. h. die Vermehrung stellt das Endresultat einer Anzahl aufeinanderfolgender karyokinetischer Teilungen dar.

Und so können wir denn Stylonychien mit sieben bis neun Mikronuclei sehr oft beobachten, besonders bei Versuchen, wo die Einwirkung der Kohlensäure eine einschleichende gewesen ist. Z. B. in der Fig. 3, welche eine *Stylonychia* 12 Stunden nach dem Beginn des Experimentes darstellt (1 Teil CO_2 Wasser + 2 Teile Normalwasser), sehen wir sechs Mikronuclei. In der Fig. 2 sind schon sieben Mikronuclei vorhanden, von denen einer sich in Vorbereitung zu einer weiteren Teilung befindet. In der Fig. 5, die ein Tier 5 Tage nach dem Beginn des Versuches ($^1/_2$ CO_2 Wasser + $^1/_2$ Normalwasser, — diese lange Einwirkung konnten nur noch vier Tiere aushalten) darstellt, sind neun Mikronuclei wahrzunehmen. Diese Zahl steigt bei dem Tier in der Fig. 6, das zu derselben Zeit aus derselben Kultur entnommen ist, auf zehn. In der Fig. 7, welche ein Tier 3 Tage nach dem Beginn des Versuches ($^1/_3$ CO_2 Wasser + $^2/_3$ Normalwasser) darstellt, ist die Zahl der Mikronuclei schon auf elf gestiegen. Bei dem Tier Fig. 12 (6 Tage nach dem Anlegen des Versuches) haben wir zwölf Mikronuclei, und in Fig. 10, die ein Tier $1^1/_2$ Tage nach dem Anlegen des Versuches darstellt ($^1/_3$ CO_2 Wasser + $^2/_3$ Normalwasser), ist die höchste Zahl der Mikronuclei erreicht worden, die ich finden konnte — 14. Bei diesem Tier ist noch zu bemerken, daß der eine Mikronucleus sich schon in Vorbereitung zur Teilung befindet, und daß infolgedessen in Kürze die Zahl der Mikronuclei auf 15 gestiegen wäre.

Alle diese hier kurz beschriebenen Experimente wurden vom 10. Mai bis 10. Juli 1908 bei einer Temperatur von 20—22° C ausgeführt. Während dieser ganzen Zeit zeigte die Ausgangskultur eine ganz normale Vermehrung. Eine Verminderung der Teilungsrate war nur zwischen dem 7. und 10. Juni zu beobachten; während dieser Zeit habe ich die Versuche unterbrochen. Die Abtötungen aus der Ausgangskultur zeigten (die Zwischenzeit von 7.—10. Juni ausgenommen) immer die normalen Kern- und Plasmaverhältnisse.

Zweite Versuchsgruppe.

(Taf. I, Fig. 13—16.)

Wie ich schon bei der Beschreibung der einzelnen Versuche hervorgehoben habe, ließen sich starke individuelle Unterschiede in bezug auf die Anpassung der einzelnen Tiere an das Kohlensäuremedium bemerken. Dieses Anpassungsvermögen mancher Tiere war so ausgeprägt, daß ich mir die Frage vorgelegt habe, ob nicht die Empfind-

lichkeit der Tiere gegen die Kohlensäure im Zusammenhang mit ihrem individuellen Alter stehen könne. Zwar war ich auch bei den oben besprochenen Experimenten bemüht, jeden Versuch mit womöglich gleichalterigem Material anzulegen, doch habe ich diese Altersbestimmungen nur schätzungsweise vorgenommen. Um in dieser Richtung möglichst präzise Daten zu bekommen, habe ich alle Kohlensäureexperimente in den Monaten Oktober und November 1908 bei einer Temperatur von 17—19° C und bei einer andern Versuchsanordnung noch einmal vorgenommen. Ich habe bei dieser Versuchs reihe mit vier Kohlensäuregemischen experimentiert:

I. Serie — gesättigtes Kohlensäurewasser.
II. Serie — Gemisch von $^2/_3$ CO_2 Wasser + $^1/_3$ Normalwasser
III. Serie — » » $^1/_2$ » + $^1/_2$ »
IV. Serie — » » $^1/_3$ » + $^2/_3$ »

Mit jedem von diesen Gemischen habe ich vier Versuche angestellt, und zwar

a) mit Tieren gleich nach der Teilung,
b) mit Tieren 6 Stunden nach der Teilung,
c) mit Tieren, welche nahe einer Teilung standen, aber noch keine sichtbaren Kennzeichen derselben aufwiesen, und
d) mit Tieren im Moment der Teilung.

Was im ganzen 16 Versuche ergibt. Vielfach wurden natürlich die Versuche wiederholt. Die Versuche wurden meistens mit 50 Stylonychien angestellt. Hier muß ich bemerken, daß ich für diese Experimente die Varietät von *Stylonychia mytilus* mit zwei Mikronuclei benutzt habe, da es mir unmöglich war, die Varietät mit vier Mikronuclei zu beschaffen. Außer dieser Abweichung stimmen aber beide Varietäten vollkommen in der Größe und der Körperbeschaffenheit überein.

Die Tiere für die Versuche in den Rubriken a und d wurden direkt aus der Hauptkultur während der Teilung derselben genommen. Für die Versuche in den Rubriken b und c wurden die Tiere gleich nach der Teilung von der Hauptkultur abgetrennt und in einzelnen Uhrschälchen bis zum Beginn des Experimentes allein für sich (6 Stunden für die Versuche der Rubrik b und 10 Stunden für diejenigen der Rubrik c) gezüchtet.

Die Resultate aller dieser Versuche fielen in bezug auf die aufgeworfene Frage negativ aus. Das individuelle Alter hat keinen Ein-

fluß auf die größere oder geringere Widerstandsfähigkeit der Tiere gegenüber den Kohlensäuregemischen. Auch in den Versuchen mit gleichalterigen Tieren traten wieder diese individuellen Schwankungen in dem Anpassungsvermögen gegen die Kohlensäure auf[1]).

Diese Versuchsreihe bestätigte aber nochmals vollkommen die bei der ersten Versuchsgruppe gemachten Befunde. Da dieselben keine Abweichungen zeigen, werde ich mich hier begnügen, kurz auf die von der zweiten Reihe stammenden Fig. 13—16 hinzuweisen.

Die Fig. 13 stellt ein Tier 12 Stunden nach dem Anlegen des Experimentes dar ($^2/_3$ CO_2 Wasser + $^1/_3$ Normalwasser). Der Makronucleus zeigt eine sehr starke Vergrößerung. Er ist bandförmig ausgezogen und unregelmäßig geworden. Außerdem ist der Beginn einer Vacuolisierung bemerkbar. Die Mikronucleuszahl ist ebenfalls gestiegen. Es sind zwei ruhende und zwei in Teilung begriffene (noch die Spindelform aufweisende) Mikronuclei vorhanden. Einen

---

[1]) Hier gebe ich einen kurzen Auszug ans einigen Protokollen wieder:

1. Am 14. X. 08 — 11^h nachts habe ich zwei Kulturen angelegt, und zwar Kultur A — mit 40 Stylonychien gleich nach der Teilnng in einem Gemisch von $^1/_2$ CO_2-Wasser + $^1/_2$ Normalwasser und Knltur B — mit 40 Stylonychien, ebenfalls gleich nach der Teilung, aber in reinem Normalwasser. Am 15. X. — 9^h vorm. war ein großer Unterschied in dem Verhalten der beiden Kulturen zu konstatieren. Die Tiere von der Kultur A sind noch mittelgroß, dagegen diejenigen von der Kultur B stehen schon unmittelbar vor der Teilung; um $10^3/_4$ ist die Kultur B in Teilung eingetreten. In der Kultur A ist die Teilung genau 12 Stunden später (um $10^3/_4$ nachts), und das nur bei fünf Tieren, eingetreten. Die übrigen Tiere sind klein geblieben und sehen anormal aus. Die ganze Kultur nm 12^h nachts abgetötet.

2. 14. X. 08 — 8^{10} nachm. 30 Stylonychien während der Teilung in ein Gemisch von $^1/_2$ CO_2-Wasser + $^1/_2$ Normalwasser getan. Um 10^{15} nachm. haben viele Tiere die Teilung zu Ende geführt. Zur Weiterführung der Kultur nur acht sehr große Tiere gelassen. 15. X. — $9^1/_2$ vorm. In der Kultur 17 Tiere vorhanden. Die Kultnr hat sich geteilt. 16. X. — 10^h vorm. 20 kleine anormal aussehende Tiere. Bewegungen träge. Manche Tiere fast abgekugelt. Die Kultur abgetötet.

3. 14. X. — 2^5 nachm. 50 Stylonychien 3 Stunden nach der Teilung in $^1/_2$ CO_2-Wasser + $^1/_2$ Normalwasser getan. Um 2^{30}. Die meisten Tiere schwach beweglich, die auf der Oberfläche schwimmenden noch munter. $2^3/_4$ nachm. Viele Tiere mit anormaler Körperform. Bewegungen träge. $4^3/_4$ nachm. Die Tiere munter. Verhalten sich wie diejenigen gleich nach der Teilnng. 15. X. — 10^h vorm. Die Tiere noch ziemlich normal, aber gar keine Vermehrung eingetreten. 16. X. — 10^h vorm. Die Kultur sieht nicht gut aus. Viele Tiere abgestorben. Andre gar nicht ausgewachsen und mit unregelmäßiger Körperform. Bewegungen träge. Die ganze Kultur abgetötet.

Augenblick später würde das Tier infolgedessen sechs Mikronuclei gehabt haben. In der Fig. 14, die nach einem Tier 24 Stunden nach dem Anlegen des Experimentes ($^2/_3$ CO_2 Wasser + $^1/_3$ Normalwasser) entworfen ist, haben wir ebenfalls eine Vacuolisierung und Vergrößerung des Makronucleus. Außerdem ist die Zahl der Mikronuclei von zwei auf sechs gestiegen. Ähnliche Umänderungen zeigen die Tiere auch bei den übrigen Experimenten. Z. B. am 22. X. 9^{25} nachm. habe ich 40 Stylonychien gleich nach der Teilung und 6 Stunden nach der Teilung in gesättigtes Kohlensäurewasser getan. Nach einer Minute zerflossen die meisten Tiere. Die noch überlebenden wurden dann in ein Gemisch von $^1/_4$ CO_2 Wasser + $^3/_4$ Normalwasser getan. Um 12^h nachts desselben Tages waren alle Tiere sehr schwach beweglich und viele sehr klein geworden. Am 23. X., 2^h nachm., d. h. etwa 18 Stunden nach dem Anlegen des Experimentes, zeigten die abgetöteten Tiere (Fig. 15) eine Vergrößerung des Makronucleus, die von einer Zerstückelung desselben begleitet war. Außerdem war die Zahl der Mikronuclei auf fünf gestiegen. Zwei von denselben befanden sich schon wieder in Teilung. Genau dieselben Umänderungen zeigt auch die Fig. 16 (Experiment mit $^1/_3$ CO_2 Wasser + $^2/_3$ Normalwasser — angelegt am 19. X., 8^{25} nachm.). Das Tier Fig. 16 ist am 23. X., 2^h nachm. aus der Kultur entnommen worden. Auch hier ist eine starke Vergrößerung und Zerstückelung des Makronucleus und eine Vermehrung der Mikronuclei auf sechs, wovon einer schon wieder in Teilung begriffen ist, zu konstatieren.

Da ein weiteres Eingehen auf alle morphologischen Veränderungen, welche die Tiere in dieser zweiten Versuchsgruppe gezeitigt haben, nicht ohne Wiederholung des schon vorher Gesagten möglich ist, begnüge ich mich mit diesen kurzen Bemerkungen, indem ich für die Einzelheiten auf die als Randbemerkung wiedergegebenen Protokolle verweise.

Auch während der Dauer dieser zweiten Versuchsgruppe wurde natürlich der Zustand der Ausgangskultur jeden 2.—3. Tag an der Hand von gefärbten Präparaten genau kontrolliert. Die Kultur zeigte immer ganz normale Kern- und Plasmaverhältnisse.

Es ist hier die Frage aufzuwerfen, ob diese Vermehrung der Mikronuclei nicht mit einer Zellteilung zusammenhänge? Bei der Beantwortung derselben muß man das Folgende im Auge behalten. Jede Zellteilung ist ein normaler Prozeß, welcher die Voraussetzung

eines bestimmten Verhältnisses zwischen Kern und Protoplasma hat (siehe »Experimentelle Zellstudien I und II«). Vor der Zellteilung findet ein Auswachsen des Makronucleus auf das Doppelte und bei den Infusorien speziell eine Verdopplung der Mikronuclei statt. Alle diese Voraussetzungen fallen bei den vorliegenden Befunden ganz weg. Wir haben gesehen, daß es in unserm Falle zu einer sehr starken Vergrößerung des Makronucleus kommt. Derselbe verliert seine regelmäßige Form, treibt verschiedene Auswüchse und wird in der Mehrzahl der Fälle vacuolisiert. Allen diesen Umänderungen folgt meistens eine Zerstückelung des Kerns.

Sprechen alle diese Prozesse an und für sich schon gegen die Annahme einer Zellteilung, so wird solch eine Auffassung außerdem ganz unmöglich gemacht bei Berücksichtigung jener Umwandlungen, denen der Mikronucleusapparat unterworfen ist. Die Mikronuclei zeigen eine weit stärkere Vermehrung, als dies bei einer Teilung der Zelle zu beobachten ist. Wir haben in der ersten Versuchsgruppe (*Stylonychia mytilus* var. mit vier Mikronuclei) Fälle gehabt, wo die Zahl der Mikronuclei bis auf 15 gestiegen war, und in der zweiten Versuchsgruppe (*Stylonychia mytilus* var. mit zwei Mikronuclei) Fälle beobachten können, bei welchen die Mikronuclei sieben an der Zahl vorhanden waren. Die geringe Körpergröße der Tiere ist schließlich noch ein Umstand, welcher gegen die Annahme einer Teilung spricht.

Hier möchte ich nicht versäumen, auf die interessanten Beobachtungen Godlewskis jun. über die Wirkungsweise der Kohlensäure auf die Seeigeleier hinzuweisen. Godlewski hat Seeigeleier für verschieden lange Zeit in Kohlensäuregemische getan und dadurch Kernteilungen ohne Zellteilung hervorrufen können. Nachdem mehrere Kerne in einem einheitlichen Plasmaterritorium sich gebildet hatten, trat eine simultane Plasmateilung um die einzelnen Kerne ein.

Diese an und für sich auffallenden Erscheinungen dürfen meines Erachtens nach mit den durch die Kohlensäureeinwirkung bei *Stylonychia* hervorgerufenen Umänderungen nicht verglichen werden. Denn in dem Fall von Godlewski handelt es sich um eine Zeitlang unterdrückte Plasmateilungen. In dem Fall von *Stylonychia* aber sind, wie aus den obigen Ausführungen zu entnehmen ist, die Umänderungen des Makronucleus solcher Natur, daß sie die Annahme einer angeregten und nachträglich zum Stillstand gekommenen Teilung nicht stützen können.

Nach diesen bei *Stylonychia mytilus* gemachten Erfahrungen wollte ich die Experimente mit Kohlensäure auch auf andre Protozoen, die ich gerade in Kultur hatte, ausdehnen. Die vielen Versuche mit *Paramaecium caudatum*, *Colpodium Colpoda* und *Coleps hirtus* schlugen vollkommen fehl. Alle diese Infusorien erwiesen sich als anaerob. So z. B. konnte ich *Paramaecium caudatum* 2 Wochen lang in gesättigtem kohlensauren Wasser züchten, ohne daß der Mangel an Sauerstoff irgend welche Umänderungen bei diesem Infusor hervorrufen konnte.

Dieses Verhalten von *Paramaecium* gegenüber der Einwirkung der Kohlensäure deutet auf einen Stoffwechsel hin, der sich von demjenigen von *Stylonychia mytilus* gänzlich unterscheidet. Deshalb habe ich bei *Paramaecium* nach andern Mitteln gesucht, mit welchen ich dieselben Effekte wie bei *Stylonychia* zu erzielen imstande gewesen bin. Ein wichtiges und sehr verbreitetes Desassimilationsendprodukt der lebendigen Substanz ist der Ammoniak. Setzt man die Zelle in ein Medium, welches selbst ammoniakhaltig ist, so wird eine Erschwerung in der Beförderung der Desassimilationsprodukte nach außen eintreten. Infolgedessen wird es zu einer Ansammlung dieser Stoffe in der Zelle selbst kommen, welche ihrerseits eine Störung der Lebensvorgänge der Zelle nach sich ziehen wird. Die Zelle wird infolgedessen die morphologischen Anzeichen der Erschwerung der physiologischen Funktionen zeigen müssen.

II.
Versuche mit Paramaecium caudatum in ammoniakhaltigem Wasser.

Die für die Versuche benutzten Paramäcien wurden als Reinkulturen in Uhrschälchen gezüchtet. Als Nahrung diente das Bakterium *Proteus mirabilis*, das auf Kartoffeln gezogen wurde. Die Nahrung und das Wasser der Paramäcienkulturen wurden jeden Tag gründlich gewechselt (näheres über die Züchtung der Paramäcien siehe in den »Experimentellen Zellstudien II« und vor allem in der Arbeit Rautmanns[1]). Von dieser Stammkultur habe ich jedesmal für die Versuche 100—200 Paramäcien abgesondert und in Uhrschälchen weitergezüchtet. Den Versuchskulturen wurde dieselbe Nahrung verabreicht. Zuerst stellte ich die Versuche dermaßen an, daß ich einen Tropfen von der gesättigten Ammoniaklösung in das Uhrschälchen mit den Versuchstieren hineintat. Solch ein Verfahren

[1] Archiv für Zellforschung. Bd. III. Heft 1.

gab aber immer noch Ammoniakgemische von einer Stärke, die von den Paramäcien nicht gut vertragen werden konnten. Die Tiere starben nach kurzer Zeit — 1—10 Minuten — ab. Die Absterbeerscheinungen erinnerten bis zu einem gewissen Grade an diejenigen, die ich für *Stylonychia mytilus* bei den Kohlensäureexperimenten geschildert habe. Die Bewegungen der Tiere wurden sehr langsam, und nach einiger Zeit starben die Tiere unter Aufblähung des Körpers ab. Um diese starke Einwirkung des Ammoniaks zu verhindern, habe ich eine verdünnte Ammoniaklösung (10 ccm Wasser + 1/3 ccm NH_3) hergestellt und dieselbe für die Herstellung der Kulturflüssigkeit bei den weiteren Versuchen benutzt. Zwei bis drei Tropfen von diesem Gemisch zu 14—15 ccm Wasser zugesetzt, konnten noch leidlich von den Paramäcien vertragen werden. Es zeigten sich hier auch große individuelle Unterschiede: während viele Paramäcien nach dem Übertragen in das genannte Gemisch nach einiger Zeit — 1/4 bis 1/2 Stunde — zugrunde gingen, konnten sich andre Exemplare allmählich dem Ammoniakgehalt anpassen und noch 3—4 Tage am Leben bleiben[1]. Während dieser Zeit kam es zu einem vollständigen Aufhören der Teilung. Das Plasma wurde nach dem 2.—3. Tag sehr stark vacuolisiert. Manche Vacuolen erreichten sehr große Dimensionen — sie nahmen 1/4—1/6 des Körpers ein. Diese Tiere waren auf die Dauer nicht lebensfähig und gingen allmählich zugrunde. Auf diese Weise ließ sich eine einschleichende Einwirkung des Ammoniaks auf die Paramäcien deutlich feststellen. Außer diesen wurden mit den Paramäcien auch viele andre Versuche mit geringerem und auch viele mit stärkerem Ammoniakgehalt als dem oben angegebenen angestellt. Wegen der zu langsamen Einwirkung des Ammoniaks in dem ersten Falle oder aber der zu starken in dem zweiten Falle waren diese Versuchsanordnungen nicht sehr geeignet, eine klare Antwort auf die hier gestellten Fragen zu geben.

Anatomische Umänderungen[2].

(Tafel I und II, Fig. 17—25.)

Außer den schon besprochenen Umänderungen des Protoplasmas wird durch die Einwirkung des Ammoniaks auch der ganze Kernapparat in Mitleidenschaft gezogen.

[1]) Die Kulturflüssigkeit (und die Nahrung) wurden jeden Tag in demselben Verhältnis gewechselt.

[2]) Die in diesem Abschnitt zu beschreibenden Tiere stammen hauptsächlich aus zwei Versuchen:

Der Makronucleus gibt seine regelmäßige Form auf, wird lappig und zeigt verschiedene Ausbuchtungen und Vertiefungen. Seine Größe nimmt erheblich zu im Vergleich mit derjenigen normaler Tiere. Diese Kernvergrößerung wird bei manchen Tieren von einer nachträglichen Kernzerstückelung begleitet. Alle diese Umänderungen sind an den in den Fig. 17—25 wiedergegebenen Tieren deutlich zu sehen. In der Fig. 17 fällt besonders das sehr starke Auswachsen des Makronucleus auf. Derselbe ist in Wirklichkeit noch größer, da seine beiden Ränder noch eingerollt sind. Sehr auffallende Vergrößerungen und Runzelungen der Kernoberfläche treten auch bei allen andern Figuren deutlich hervor. Eine Zerstückelung des Makronucleus in drei Teile zeigt außerdem die Fig. 19.

Diese Umänderungen des Makronucleus sind von Veränderungen des Mikronucleus begleitet: Derselbe tritt aus seinem Ruhestadium aus. Durch Flüssigkeitsaufnahme wird seine kompakte Struktur aufgelockert (Fig. 24), und es beginnt allmählich eine Ausziehung des Mikronucleus der Länge nach. Gleichzeitig damit tritt die Ausbildung des achromatischen Spindelapparates auf (Fig. 21). Bei der weiteren Umwandlung sieht man nun die chromatischen Partikelchen sich auf den Spindelfasern anordnen (Fig. 20, 22, 23). Das Wachstum und die Ausziehung des Mikronucleus schreitet während dieser ganzen Zeit weiter fort, und so kommt es schließlich zur Ausbildung einer ganz normalen Mikronucleusspindel (Fig. 17, 18). In diesem Stadium sind die regelmäßig meridional angeordneten, manchmal sich kreuzenden Spindelfasern mit den auf denselben verstreuten Chromatinkörnern aufs deutlichste zu beobachten. Das Endresultat dieser Teilungen des Mikronucleus zeigt uns die Fig. 25. Da sind schon zwei Mikronuclei vorhanden. Diese Figur zeigt aber noch etwas mehr. Wir sehen, daß die zwei Mikronuclei schon in einer Vorbereitung zu

---

a) Am 3. X. 08 — 9h nachm. wurden etwa 100 Paramäcien aus der Stammkultur abgesondert und in einem Uhrschälchen mit 15 ccm Wasser, zu dem zwei Tropfen von dem oben erwähnten Ammoniakgemisch zugesetzt waren, weiterkultviert. Einige Tiere starben ab. Am 4. X. und 5. X. das Wasser gewechselt. Die Tiere zeigen eine beginnende Vacuolisierung des Protoplasmas. Am 6., 7., 8. X. Die Konzentration der Flüssigkeit auf drei Tropfen von dem Ammoniakgemisch erhöht. Am 7. X. wurde ein Teil der Kultur abgetötet. Am 9., 10. und 11. X. die Vacuolisierung des Plasmas zugenommen. Bewegungen träge. Am 11. X. Alle Tiere abgetötet.

b) Am 7. X. 08 — 9½ nachm. Etwa 100 Paramäcien isoliert und in einem Gemisch von 15 ccm Wasser + vier Tropfen von dem Ammoniakgemisch gezüchtet. 8. X. — 8h nachm. Die meisten Tiere abgestorben. 9. und 10. X. Die Tiere stark vacuolisiert. 11. X. — 11h nachm. Die Kultur abgetötet.

einer weiteren Teilung begriffen sind, und zwar befinden sie sich im Stadium der Ausbildung der Spindelfigur. Bei dem Mikronucleus oben rechts ist die Ausbildung der Teilungsfigur schon ziemlich weit fortgeschritten. Die meridional verlaufenden Spindelfasern und die auf denselben verstreuten Chromatinkörnchen sind deutlich zu sehen.

Textfig. A.



Textfig. B.



Der Mikronucleus rechts unten zeigt noch etwas unregelmäßig verlaufende achromatische Fasern. Einen Moment später abgetötet hätte dieses *Paramaecium* schon vier Mikronuclei besessen.

Alle hier besprochenen Umänderungen des Kernapparates haben nichts mit einer eingeleiteten Teilung zu tun. Gegen solch eine Auffassung sprechen vielerlei Gründe. Erstens: schon bei Beschreibung des Versuchsverlaufes habe ich darauf hingedeutet, daß die Teilungsvorgänge in den Versuchskulturen schon nach 12—15 Stunden voll-

ständig sistiert wurden. Außerdem ist die Größe aller Tiere, welche in den Fig. 17—25 abgebildet sind, fast gleich oder um ein geringeres höher als die Größe der Paramäcien, wie sie gleich nach der Teilung gegeben ist. In unserm Falle schwankt die Länge zwischen 50—60 Teilstrichen[1]), diejenige der eben geteilten Paramäcien von der Ausgangskultur beträgt 47—55 Teilstriche[1]); wie man sieht, ist der Unterschied ein sehr geringer. Trotz dieser Größe zeigen die Versuchstiere einen sehr stark vergrößerten, lappig aussehenden Makronucleus, welcher in vielen Fällen noch eine Zerstückelung aufweist. Das Auftreten von Teilungsstadien der Mikronuclei unter solchen Umständen ist an und für sich schon für eine Teilung eine ganz ungewöhnliche und unmögliche Erscheinung. Außerdem konnte ich nicht nur eine Verdoppelung der Mikronuclei, sondern auch den Anlauf zu einer Vervierfachung derselben konstatieren.

Textfig. C.



Zur Veranschaulichung des oben Gesagten möchte ich außerdem auf die Textfiguren A—C aufmerksam machen, welche einige vor der Teilung stehende Paramäcien aus der Ausgangskultur darstellen, die bei derselben Vergrößerung wie die Fig. 17—27 gezeichnet sind. Die weit größeren Dimensionen dieser Tiere sowie die Unterschiede in den Kernverhältnissen sind ohne weitere Beschreibungen klar zu ersehen.

Während der ganzen Dauer der Ammoniak- wie auch der gleich zu besprechenden Harnstoffversuche wurde der Zustand der Aus-

[1]) Ein Teilstrich von dem für die Messungen benutzten Ocularmikrometer = 2,73 μ. Näheres in der Tafelerklärung.

gangskultur jeden 2.—3. Tag an abgetötetem und gefärbtem Material genau kontrolliert. Alle Proben zeigten ganz normale Verhältnisse. Die oben besprochenen Umänderungen in den Versuchskulturen sind deshalb nur der Einwirkung der angewandten chemischen Agentien zuzuschreiben.

III.
Versuche mit harnstoffhaltigem Wasser.

(Versuchsobjekt: *Paramaecium caudatum* Tafel II, Fig. 26, 27.)

Für die Aufnahme dieser Versuchsreihe waren folgende Überlegungen maßgebend. Sollte der Harnstoff als Desassimilationsprodukt im Leben der Paramäcien auftreten, so muß es durch Zuchtversuche in harnstoffhaltigen Medien möglich sein, die Tiere in einen abnormen Funktionszustand zu versetzen. Die Desassimilationsprodukte werden dann vom Körper nicht entfernt werden können, und es wird infolgedessen eine Störung der Assimilations- und Desassimilationsvorgänge eintreten.

Für diese Versuche habe ich verschieden starke Harnstofflösungen angewandt. Die einen $^1/_2$ % übersteigenden Lösungen erwiesen sich als sehr ungünstig. Die Tiere konnten in denselben infolge der starken osmotischen Differenzen nicht über 15—30 Minuten leben. Die nur $^1/_2$ %igen Lösungen wurden etwas besser ertragen. Die meisten in dieselben übergeführten Tiere starben schon nach 10 bis 15 Minuten ab. Ein kleiner Teil nur blieb am Leben und konnte sich allmählich anpassen. Die Schrumpfungen des Körpers glätteten sich infolge der Ausgleichung des osmotischen Druckes des Plasmas und des umgebenden Mediums mit der Zeit aus, und die Tiere nahmen ihre normalen Bewegungen auf. Solche Tiere aber konnten den Harnstoffgehalt nicht über 10—12 Stunden ertragen; sie starben eins nach dem andern ab. Dabei wurde das Plasma ganz undurchsichtig, und es traten vielfach in demselben stark lichtbrechende, ein kristallinisches Aussehen zeigende Körperchen auf.

Die nach dieser Zeit der Einwirkung des Harnstoffes abgetöteten Tiere zeigten keine Umänderungen des Kernapparates. In der Vermutung, daß die Ursache dieser Mißerfolge (20 Versuche) in der zu starken Konzentration der Harnstofflösungen zu suchen sei, habe ich Versuche mit sehr schwachen Lösungen ($^1/_4$—$^1/_6$ %) angestellt, in welchen die Tiere über 4—5 Tage leben konnten[1]). Auch in diesen

---

[1]) Die Kulturflüssigkeit wurde natürlich jeden Tag in derselben Konzentration gewechselt.

Fällen blieben meine Bemühungen erfolglos. Nur in einem dieser Versuche konnte ich Umänderungen konstatieren, die den früher bei den Ammoniakversuchen beschriebenen entsprachen. In dieser Kultur traten nach 3 Tagen, wenn auch nicht so oft, Tiere auf, welche einen vergrößerten Makronucleus aufwiesen (Fig. 27). In manchen Fällen zeigten solche Kerne eine Zerstückelung (Fig. 26). Gleichzeitig mit der Vergrößerung des Makronucleus konnte man, wie es auch in den andern, bisher besprochenen Experimenten der Fall war, eine Aktivierung des Mikronucleus beobachten. Solch ein Fall ist in der Fig. 27 abgebildet. Da sieht man, daß der Mikronucleus eine langausgezogene, **S**-förmig gebogene Spindel ausgebildet hat, bei der die Spindelfasern mit den auf denselben verstreuten Chromatinkörnchen ein ganz normales Aussehen aufweisen.

Wie aus dem Gesagten zu ersehen ist, ergaben die Versuche mit Harnstoff, bis auf eine einzige Ausnahme, keine positiven Resultate. Dies hat mich veranlaßt, zu prüfen, ob wirklich die Versuchsanordnung der Fragestellung entspricht. Die genaue Orientierung hat nun ergeben, daß der Harnstoff als Desassimilationsendprodukt bei den Protozoen bis jetzt überhaupt noch nicht nachgewiesen worden ist. Indem nun dieser Umstand für das negative Ausfallen der Versuche verantwortlich zu machen ist, dient er außerdem als eine wichtige Stütze für die Annahme, daß bei den bisher angeführten Umänderungen der Zelle bei den Versuchen mit Kohlensäure und Ammoniak es sich um spezifische Wirkungen einer bestimmten Gruppe von chemischen Agentien gehandelt hat. Für den einzigen ein positives Ergebnis aufweisenden Harnstoffversuch ist nur die Erklärung zulässig, daß es in diesem Falle zu einer Spaltung eines Teiles des Harnstoffes in Kohlensäure und Ammoniak gekommen ist, welch letzteres die erwähnten Umänderungen der Paramäcien hervorgerufen hatte.

Um nun eine größere Sicherheit in der oben ausgesprochenen Ansicht der spezifischen Wirkung der Kohlensäure und des Ammoniaks bekommen zu können, habe ich weitere Versuche vorgenommen, und zwar mit Stoffen, die in dem Assimilations- und Desassimilationskreislauf der Zelle nicht aufzutreten pflegen. Ich habe im Laufe von 3 Monaten viele Versuche an *Paramaecium caudatum* mit verschieden starken Konzentrationen von Chlornatrium, Chlormagnesium, Magnesiumsulfat und Traubenzucker vorgenommen. In keinem Falle konnte ich aber Veränderungen des Kernapparates hervorrufen, die denjenigen in den vorhergehenden Kapiteln beschriebenen entsprachen.

Es kam bei allen diesen Versuchen je nach der Versuchsanordnung nur die verschieden starke osmotische Wirkung der angewandten chemischen Stoffe zum Ausdruck.

Da die bei diesen Versuchen gezeitigten Umänderungen in der Zelle einen andern Zusammenhang besitzen, werden sie, nach einigen noch nachzutragenden Vervollständigungen, den Gegenstand einer weiteren Studie bilden.

IV.

Wenn wir die im vorhergehenden beschriebenen Umänderungen des Makro- und Mikronucleusapparates genauer durchsehen, so wird uns gleich auffallen, daß diese Veränderungen denjenigen entsprechen, die bei den Depressionstieren auftreten. In beiden Fällen haben wir eine Vergrößerung des Makronucleus über das gewöhnliche Maß hinaus. In beiden Fällen ist diese Vergrößerung von einer Lappung und vielfach von einer Zerstückelung des Kerns begleitet. Die Ähnlichkeit der durch die Einwirkung der Kohlensäure und des Ammoniaks erzielten Umänderungen mit denjenigen der Depressionstiere wird aber besonders durch das Verhalten der Mikronuclei erhöht. Wie ich schon eingangs dieser Arbeit erwähnt habe, ist die Aktivierung der Mikronuclei eine der auffallendsten Erscheinungen, die man an in Depression geratenen Stylonychien beobachten kann. Die Mikronuclei treten in Teilung ein und geben einer das Doppelte übersteigenden Mikronucleuszahl den Ursprung. Genau dieselben Vorgänge konnten auch bei den vorliegenden Versuchen beobachtet werden. Das Verhalten des Plasmakörpers war bei unsern Versuchen nicht minder charakteristisch. Derselbe wurde allmählich undurchsichtig und vielfach auch stark vacuolisiert. Der Körper zeigte eine Abnahme der Größe, und seine Konturen wiesen je nach der Einwirkungszeit der Chemikalien verschieden große Unregelmäßigkeiten auf. Bei den Stylonychien war außerdem ein Einschmelzen der Borsten zu beobachten. Alles das sind Vorgänge, welche auch die im Depressionszustand sich befindenden Stylonychien aufweisen. Alle diese Umstände zusammengenommen lassen die vollkommene Übereinstimmung zwischen den von den Versuchen gezeitigten Umänderungen und den Depressionserscheinungen der Zelle klar hervortreten.

Vertiefen wir noch weiter die Analyse der beobachteten Tatsachen.

Die Untersuchungen Bütschlis, Maupas', Hertwigs u. a. über die Konjugation der Infusorien haben von morphologischer Seite aus

festgestellt, daß während der Konjugation den Umänderungen der Mikronuclei eine große Rolle zukommt. Die bis daher in Ruhe sich befindenden Mikronuclei fangen sich zu teilen an und führen nach zwei aufeinanderfolgenden Teilungen zu einer Vervierfachung der Mikronucleuszahl. Dieser Umstand zeigt uns den Weg, auf dem ein Verständnis der bei den vorliegenden Versuchen aufgetretenen Umänderungen der Mikronuclei möglich ist. Wenn man die starke Vermehrung der Mikronuclei bei den Versuchstieren beobachtet, so fällt gleich die große Ähnlichkeit auf, welche alle diese Prozesse mit den bei der Konjugation zu beobachtenden Umänderungen des Kernapparates besitzen. Bei *Stylonychia* haben wir eine Vermehrung der Mikronuclei bis auf 15 und bei *Paramaecium* eine ansetzende Steigerung der Mikronucleuszahl auf vier feststellen können. Die Umänderungen des Mikronucleusapparates aber, die bei den normal verlaufenden Konjugationen erst nach dem Zusammenlegen von zwei Individuen einzutreten pflegen, spielten sich in unserm Falle bis zu dem in den einzelnen Individuen möglichen Stadium ab, um gleich darauf zum Stillstand zu kommen. Ein Zusammenlegen von zwei Individuen konnte nicht beobachtet werden.

Die Umänderungen, die in der Beschaffenheit der Pellicularschicht und des Plasmas stattfinden, sind nicht minder charakteristisch. Wie bekannt, findet bei den Konjugationstieren eine Erweichung der Pellicularschicht statt, welche mit einem Klebrigwerden derselben verbunden ist. Dieser Umstand ermöglicht das Zusammenkleben und Verschmelzen der Konjuganten. Genau solche Umänderungen waren, wie schon erwähnt, auch bei den Versuchstieren zu beobachten. Die Tiere wurden am Ende des Versuches so klebrig, daß sich das Plasma in vielen Fällen zu einem Faden ausziehen ließ. Fügt man noch das Aufhören der Teilung und der Nahrungsaufnahme hinzu, so werden die beobachteten Erscheinungen mit den Prozessen, welche sich bei der Konjugation der Infusorien abspielen, noch größer. In beiden Fällen haben wir zwei in Parallele stehende Umwandlungsprozesse vor uns.

Diese Feststellung wirft einiges Licht auf die folgende Frage. In einer meiner früheren Arbeiten[1]) habe ich durch die Beobachtung der Veränderungen, die sich während der Depressionsperioden bei *Stylonychia* und *Paramaecium* abspielen, die Anschauung (Maupas,

---

1) »Depression der Protozoenzelle usw.«

Hertwig), daß die Konjugationsepidemien nur in Zeiten tiefer Depression sich einzustellen pflegen, zu stützen gesucht. Diese Beobachtungen erlaubten eine weitgehende Parallele zwischen den Umänderungen, die sich in dem Depressions- und Konjugationszustand abspielen, zu ziehen. Die hier gemachten Angaben über das Verhalten der Versuchstiere bringen eine neue Stütze der dort geäußerten Anschauungen. Sie zeigen, daß diejenigen chemischen Agentien, welche die Protozoenzelle, wie dies in unserm speziellen Fall ist, in Depressionszustand versetzen, gleichzeitig auch die für die Konjugation charakteristischen Umänderungen des Plasmas und des Kerns auszulösen imstande sind. Daß dieser hier experimentell erbrachte Beweis für die Koinzidenz dieser zwei Erscheinungen eine Berechtigung hat, beweisen außerdem die Mehrzahl von den bis jetzt gemachten Angaben über die Vorbedingungen der Konjugation. Halten wir uns einen Augenblick bei diesem letzten Punkt auf, um näher zu sehen, was für Veränderungen in dem Zustand der Zelle die gebräuchlichen Methoden zur Herbeiführung der Konjugation bedingen und ob sie zugunsten der für die experimentellen Befunde gegebenen Auslegungen sprechen, d. i., daß die Umänderungen vor der Konjugation und während der tiefen Depression in ursächlichem Zusammenhang stehen.

Die allgemein bekannte Methode ist diejenige von Maupas. Sie besteht darin, daß man Infusorien, welche lange Zeit vorher reichlich ernährt wurden, auf einmal hungern läßt. Maupas konnte über die theoretische Begründung dieser seiner auf empirischem Wege aufgestellten Methode nicht ins klare kommen. Nunmehr können wir dies, dank der Untersuchungen Hertwigs und seiner Schüler. Die Versuche Kasantzeffs an Paramäcien zeigten nämlich, daß durch das Hungernlassen der Tiere eine rasche Zunahme des Kerns herbeigeführt wird. Die durch eine übermäßige Ernährung zu tiefen Depressionen neigenden Kulturen werden durch den Hunger sofort an den Rand einer solchen gebracht. In diesem Zustand tritt die Konjugation ein. Noch ein Beispiel. Hans Prandtl hat zahlreiche Konjugationen von *Didinium nasutum* erzielt durch die nach folgenden theoretischen Überlegungen kombinierte Methode: »Schon früher hatten Maupas, R. Hertwig und Prowazek bei den verschiedenen Infusorienarten dadurch Konjugation erzielt, daß sie die Tiere nach Perioden starker Vermehrung in Hungerkulturen versetzten. R. Hertwig fand ferner bei *Didinium*, daß die Konjugationsepidemien bei fortgesetzter Kultur an Intensität zunahmen und kurz vor dem Ein-

tritt von tiefen Depressionszuständen ihren Höhepunkt erreichten. Als Ursache der Depression hatte R. Hertwig an *Actinosphaerium* das übermäßige Wachstum des Kerns im Verhältnis zum Protoplasma durch starke Fütterung nachweisen können. Er glaubt deshalb die Ursache der Konjugation in dem durch starke Fütterung bedingten übermäßigen Wachstum des Hauptkerns erblicken zu müssen. Ein weiteres Resultat der Hertwigschen Forschungen, daß die Zelle normalerweise bei höherer Temperatur im Verhältnis zum Protoplasma einen viel kleineren Kern besitze als bei niedriger Temperatur (Anmerkung Popoff — siehe meine diesbezüglichen bestätigenden Messungen in den »Experim. Zellstudien I«), legte mir folgende Überlegung nahe: Bringt man Tiere, die einige Zeit in Zimmertemperatur stark gefüttert wurden und hierdurch eine Größenzunahme ihrer Kerne erfahren haben, plötzlich in einen Brutofen von 25° C, so haben die Tiere für diese Temperatur viel zu große Kerne. Gesellt man der Temperaturerhöhung noch Hunger bei, so ist den Tieren die Möglichkeit erschwert, das große Mißverhältnis von Kern und Protoplasma durch Stoffaufnahme zu regulieren. Sie sind künstlich an den Rand einer Depression gebracht.« (»Die Konjugation von *Didinium nasutum.*«)

Nach dieser Methode Prandtls habe ich selbst viele und viele tausende Konjugationen von *Carchesium* bekommen[1]. Die Tiere wurden bei reichlicher Nahrung und bei einer Temperatur von 13 bis 14° C kultiviert. Unter diesen Lebensbedingungen vermehrten sie sich sehr stark. Nach einiger Zeit habe ich von dieser Kultur Hungerkulturen abgezweigt und bei einer Temperatur von 25, 22 und 17° C weiterkultiviert. Schon nach 30 Stunden trat Konjugation ein.

Durch die erwähnten Konjugationsmethoden werden die Tiere, genau wie bei den Versuchen mit Kohlensäure und Ammoniak, sprungweise in den Zustand einer tiefen Depression versetzt, einer Depression, die sie bei normalem Verlauf erst viel später, vielleicht nach ein paar Monaten, erreicht hätten. Alles dies zusammengenommen zeigt zur Genüge, daß für das Auftreten der Konjugation innere Veränderungen in der Zelle vorangehen müssen, oder präziser ausgedrückt, die Konjugation ist ein Ausfluß des physiologischen Zustandes der Zelle.

Diese Ausführungen leiten zur Besprechung einiger in der letzten Zeit von P. Enriques gemachten Einwände gegen die von mir ver-

[1] Die Gametenbildung und die Konjugation von *Carchesium polypinum.*

tretene Auffassung des ursächlichen Zusammenhanges zwischen dem Depressionszustand der Zelle und der Konjugation[1]). Nach diesem Autor soll die Konjugation nur durch die äußeren Bedingungen hervorgerufen werden. Der innere Zustand der Zelle soll damit absolut nichts zu tun haben. Vielmehr sollen die Infusorien bei immer gleich günstig bleibenden äußeren Bedingungen ohne Hinzutreten von Konjugation sich immer durch Zweiteilung vermehren können. Die Konjugation soll im normalen Laufe einer Kultur kein notwendiges Zwischenglied darstellen. In einem von ENRIQUES selbst verfaßten Referat (Archiv für Entwicklungsmechanik Bd. 27, Heft 2) teilt er in den folgenden Sätzen seine diesbezüglichen Erfahrungen an Protozoen mit: »Notwendige und genügende (gesperrt von ENRIQUES) Bedingungen für die Konjugation sind immer Umgebungsbedingungen, in erster Linie die von MAUPAS entdeckte Bedingung: Hunger nach reicher Nahrung. Manchmal (gesperrt von mir) sind noch andre Bedingungen nötig, z. B. bei *Colpoda steinii*, wo Konjugation nur entstehen kann, wenn die Kulturen in senkrechter Richtung 2—3 mm nicht übersteigen. Es ist bemerkenswert, daß bei dieser Art die großen Kulturen wie im allgemeinen zuerst konjugationsunfähig sind, dann konjugationsfähig und endlich wieder unfähig werden. Die Konjugationsepidemie bleibt aber hier immer potentiell, haben wir nämlich Konjugationen nur in den dünnen Kulturen, die wir von den großen Kulturen ableiten. So haben wir hier den stärksten Beweis vor uns, daß die Unmöglichkeit der Konjugationsbildung nach einer Konjugationsepidemie nicht von der Epidemie selbst verursacht sei, sondern von der Veränderung der Lebensbedingungen (gesperrt von mir); bleibt in der Tat bei einer Art die Epidemie potentiell, so entsteht die nachfolgende Konjugationsunfähigkeit in gleicher Weise. Sonst kann man häufig mit der Flüssigkeit (ohne *Colpoda*) einer konjugationsunfähigen Kultur (gesperrt von ENRIQUES) *Colpoda* konjugieren lassen, die aus einer schlechten Kultur herauskommen, und *Colpoda* einer guten mit der Flüssigkeit einer schlechten konjugationsunfähig machen. So sehen wir, daß nur die äußeren Lebensbedingungen, nicht innere Ursachen, nicht die klassische lange Reihe agamischer Teilungen die Infusorien konjugationsunfähig machen.«

Wie aus dieser Zusammenfassung ersichtlich ist, räumt ENRIQUES bei der Konjugation ausschließlich der Wirkung der äußeren Be-

---

[1]) Depression der Protozoenzelle usw. POPOFF.

dingungen eine Rolle ein. Wie man sich aber diese Einwirkung vorzustellen hat, darüber sagt er uns nichts. Mir scheint, daß bei diesen Betrachtungen eins außer acht gelassen worden ist, d. i., daß die äußeren Bedingungen als solche allein nichts besagen. Jede Einwirkung übt auf die Zelle irgend einen entsprechenden Einfluß aus, welcher sich im Auftreten bestimmter Umänderungen im Zellenleben kundgibt. Von diesem Moment an werden die äußeren Faktoren in solche umgewandelt, die die Konstitution der Zelle beherrschen und ihre Funktionen umändern. Das Ziel jeder Forschung muß von diesem Moment ab darin bestehen, den ursächlichen Zusammenhang zwischen den äußeren Faktoren, den durch dieselben hervorgerufenen Umänderungen der lebenden Substanz und den aus diesen letzteren sich ergebenden Lebenserscheinungen aufzudecken. Auf diese Weise erhebt sich die Forschung aus einer rein konstatierenden Phase, wie sie Enriques allein gelten lassen will, zu einer höheren Stufe, welche nach dem Zusammenhang von Ursache und Erscheinung trachtet. Sehen wir deshalb näher, ob die diesbezüglichen mir von Enriques gemachten Einwände gegen meine Arbeit »Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen« haltbar sind.

Bei seinen Protozoenstudien ist Enriques zu der Überzeugung gekommen, daß »die von Maupas entdeckte Bedingung: Hunger nach reicher Nahrung« »eine notwendige und genügende Bedingung für die Konjugation ist«. »Manchmal sind noch andre Bedingungen nötig.« Das ist an für sich eine vollkommen gerechtfertigte Beobachtung, welche alle die in dieser Richtung seit Maupas gemachten Erfahrungen stützt. Dadurch aber ist uns noch keine Erklärung der Erscheinungen gegeben. Das ist nur die Konstatierung einer bekannten Tatsache. In meinen früheren Arbeiten wie auch in der vorliegenden, habe ich nun versucht, den Zusammenhang der Erscheinungen, wie ihn schon früher Maupas und Hertwig erkannt haben, hervortreten zu lassen. Ich habe den Untersuchungen Rechnung getragen, welche die Folgen zu erforschen suchen, die eine lang dauernde, übermäßig starke Ernährung, das Hungernlassen, die Temperatureinwirkung usw. auf den physiologischen Zustand der Zelle ausüben. Wie ich es nun einige Seiten vorher erwähnt habe, führen alle die Einwirkungen, auf denen sich die Maupassche Konjugationsmethode ausbaut, zu einem Depressionszustand der Zelle. In diesem Zustande tritt die Konjugation ein. Als logische Schlußfolgerung aus diesen Beobachtungen ergibt sich nun, daß die durch die äußeren Bedingungen hervorgerufenen Umänderungen in dem physiologischen Zustand

der Zelle, einem Zustand, welcher uns mit einer Anzahl markanter morphologischer Charaktere entgegentritt, Ursache für das Auslösen der Konjugationserscheinungen sind. Auf diese Weise gewinnt die bloße Konstatierung: die Konjugation ist eine Folge der »Einwirkung der äußeren Bedingungen« erst einen wissenschaftlichen Ausdruck und einen wissenschaftlichen Wert. Es ist nun möglich, daß auch viele andre äußere Einwirkungen zu demselben Resulat führen können, ja vielfach sogar ihn allein auszulösen imstande sind (siehe die Experimente mit Kohlensäure und Ammoniak). Der Zweck einer Forschung muß in diesem Falle auch darin bestehen, eine Aufklärung in dem Zusammenhang zwischen äußeren Einflüssen und physiologischem Zustand der Zelle zu bringen. Für die von mir angewandten chemischen Agentien haben die Beobachtungen ergeben, daß sie die Zelle in einen Depressionszustand versetzen. Was für einen Einfluß die von Enriques nun manchmal konstatierte Einwirkung der Dicke der Wasserschicht auf das Auftreten der Konjugation haben mag, weiß ich nicht zu sagen. Vielleicht wird die spätere Forschung noch imstande sein, auch andre Momente als Ursache der Konjugation aufzudecken. In welcher Richtung nun diese Momente die Zelle beeinflussen werden, das ist die wichtige Frage, der diese Untersuchungen Rechnung tragen müssen.

Sehr viel für die hier vertretene Auffassung über das Zusammenfallen von Zelldepression und Konjugation spricht außerdem die Beobachtung Enriques, daß Kulturflüssigkeit aus den sich in Konjugation befindenden Kulturen imstande ist, bei einer normalen Kultur Konjugation hervorzurufen. Dieses Experiment wird von Enriques als eine wichtige Stütze verwertet für seine Aussagen über das rein äußerliche Moment der Konjugation. Ist denn in der Tat dieser Versuch so widersprechend der Annahme von notwendig inneren Umänderungen in der Zelle für das Auftreten der Konjugation? Besprechen wir diesen Fall näher. Vielfach in der Natur kann die Konjugation durch die äußeren Bedingungen beschleunigt werden, wenn z. B. mit der starken Vermehrung der Kultur ein Ausbleiben der Erneuerung des Wassers zusammenfällt. In der Kulturflüssigkeit werden sich infolgedessen Desassimilationsprodukte anhäufen, welche die Zelle in Depressionszustand bringen können, welcher seinerseits die Konjugation auslöst. Wird nun diese Kulturflüssigkeit zu einer normalen Kultur zugesetzt, so werden natürlich auch diese Tiere in Depression geraten. In dem Fall werden eben genau dieselben Bedingungen eintreten, die wir bei den in den Kapiteln I—III mit-

geteilten Versuchen näher kennengelernt haben. Daß dies der Fall auch bei den Versuchen von Enriques gewesen sein kann, zeigt nun das folgende. Ich habe selbst die Versuche Enriques' wiederholt, aber bei einer andern Versuchsanordnung. Eine sorgfältig geführte *Paramaecium*-Kultur, bei welcher das Wasser jeden Tag gewechselt wurde, zeigte eine Konjugationsepidemie. Ich habe nun mit der von dieser Kultur stammenden Flüssigkeit eine normale *Paramaecium*-Kultur angelegt. Die Tiere zeigten aber keine Umänderungen. In der Flüssigkeit waren eben infolge der sorgfältigen Kulturführung keine Desassimilationsprodukte vorhanden, die eine rasche physiologische Umänderung in der Zelle hervorrufen konnten.

Dies ist wenigstens bis jetzt die Erklärung, die wir für die Einwirkung der äußeren Bedingungen auf die Zelle geben können. Alle diese äußeren Bedingungen bringen die Zelle sprungweise in einen die Konjugation begünstigenden physiologischen Zustand. Dieser Zustand tritt aber normalerweise bei gleichbleibenden äußeren Bedingungen von selbst auf als natürliche Folge der Lebenserscheinungen der Zelle[1].

Kurz zusammengefaßt ergibt sich aus dem vorher Gesagten das folgende: Die Konjugation hat ihre Ursachen in einem bestimmten inneren Zustand der Zelle und stellt ein unumgängliches Glied in dem Lebenslauf der Infusorien dar. Die Befunde Enriques' und die von ihm gegebene Deutung derselben sind meines Erachtens nach nicht imstande, »ein für allemal« die hier vertretene Richtung als unhaltbar zu erweisen. Sie bilden vielmehr eine weitere Stütze dieser Auffassung[2].

V.

In den 90er Jahren des vorigen Jahrhunderts hat R. Hertwig durch Einwirkung von Strychnin, Nikotin usw. auf unbefruchtete

---

[1] Dieser Umstand erklärt, warum Kulturen, die mit nicht exkonjugierten Tieren angelegt worden sind (wie dies der Fall bei meinen Stylonychienkulturen war), bei günstigen Existenzbedingungen viel früher (bei mir nach etwa 130 Generationen) Konjugationserscheinungen zeigen als Kulturen, die von Exkonjuganten ausgegangen sind.

[2] Die von Enriques mitgeteilte interessante Beobachtung von Wiederkonjugation bei Chilodon (Enriques 1908) scheint vor der Hand darauf hinzuweisen, daß bei der Konjugation auch andre, noch nicht genau erforschte Umstände mitspielen können. Was für Ursachen für das Auftreten dieser Wiederkonjugationen in den Kulturen von Enriques maßgebend gewesen sind, läßt sich vorerst nicht ersehen.

Seeigeleier dieselben zur Entwicklung anzuregen vermocht, d. h. Hertwig konnte auf diese Weise künstlich eine parthenogenetische Entwicklung bei den Seeigeln erzeugen. Vor Hertwig hat Tichomirow im Jahre 1885 eine ähnliche Entwicklung von Insekteneiern durch mechanische Erschütterungen und auch durch chemische Reagentien — Salzsäure, Schwefelsäure — erzielen können. Erst viel später aber wurden alle diese Erscheinungen weiter genau verfolgt und ihre große Bedeutung für das Befruchtungsproblem eingehend gewürdigt. Besonders maßgebend in dieser Richtung sind die Arbeiten zweier Forscher — Loeb und Delage — gewesen. Diese konnten unbefruchtete Eier allein durch chemische Einwirkungen bis zum *Pluteus*, ja neuerdings sogar (Delage) bis zum Seeigel züchten. Die chemischen Agentien sind also imstande, die normale Befruchtung zu ersetzen. Als besonders günstig wirkende Stoffe in diesem Falle kommen die Buttersäure (Loeb) oder aber Tannin in Gemeinschaft mit Ammoniak in Betracht. Außerdem können eine Anzahl andre Säuren — Kohlensäure, Salzsäure usw. — und Chloride — wie Magnesiumchlorid u. a. dieselbe Einwirkung, nur in einer viel geringeren Prozentzahl, hervorrufen. Worin die Einwirkung der erwähnten Agentien besteht und was für Umänderungen sie in der Synthese der Kern- und Plasmasubstanz hervorrufen, bleibt vorerst unentschieden. Die Meinungen darüber, auf die ich hier nicht näher eingehen will, sind sehr verschieden.

Sehen wir nun, ob die Erscheinungen der künstlichen Parthenogenese Berührungspunkte mit den an *Stylonychia* und *Paramaecium* durch die Einwirkung von Kohlensäure, Ammoniak und Harnstoff (nach der Zersetzung derselben) hervorgerufenen Umänderungen zeigen.

Das kardinale Merkmal der Parthenogenese — künstlicher oder normaler — ist, daß die Eier ohne Hinzutreten von Spermatozoen ihre Entwicklung beginnen und weiter fortsetzen. Ähnliche Erscheinungen haben wir bei den Infusorien zu verzeichnen gehabt. Da war es nämlich zu beobachten, daß Prozesse (Vermehrung der Mikronuclei), die normalerweise erst nach der Vereinigung von zwei Konjuganten einzutreten pflegen, bei Anwendung der oben genannten Reagentien in den einzelnen Tieren ausgelöst und bis zu dem äußersten möglichen Grade weitergeführt werden. In dem vorliegenden Falle würden wir also Erscheinungen von künstlicher Parthenogenese bei den Protozoen vor uns haben.

Es sind zwar manche Unterschiede dabei gegeben, die ich hier gleich hervorheben möchte. Bei der künstlichen Parthenogenese der

Metazoen handelt es sich um reife Geschlechtszellen, die durch die Einwirkung von chemischen Agentien von ihrem Zustand der Ruhe befreit werden. In unserm Falle handelt es sich aber um normale Protozoenzellen, welche durch die Einwirkung der chemischen Agentien in Depressionszustand versetzt werden (vgl. darüber auch die Arbeiten »Depression der Protozoenzelle usw.« und »Experimentelle Zellstudien I«), und als Folge dieses Zustandes erst setzen Prozesse ein, welche den Konjugationsprozessen bei den Infusorien gleichzustellen sind. Trotz dieses Unterschiedes aber handelt es sich in beiden Fällen um prinzipiell gleiche Erscheinungen, nur daß in dem Falle von den Infusorien die Einwirkung in einem viel früheren Moment der Zellengenerationsfolge einsetzt. Dieser Umstand erklärt ferner, warum alle meine Versuche mit Chemikalien, wie z. B. Magnesiumchlorid, welche als die künstliche Parthenogenese anregende Mittel bei den Metazoen mit Erfolg angewandt worden sind, erfolglos blieben.

Dieser hier von mir bezeichnete Fall ist meines Wissens nach der einzige, den man noch mit den Erscheinungen der künstlichen Parthenogenese einigermaßen vergleichen könnte. Zwar hatte Calkins schon früher versucht, manche Befunde an seinen Paramaecien-Kulturen als künstliche Parthenogenese zu deuten. Es handelt sich dabei um folgende Erscheinungen. In einer 15 Monate lang geführten *Paramaecium*-Kultur konnte Calkins fast alle 3 Monate Depressionen beobachten. Er konnte nun diese Depressionen jedesmal durch eine Änderung der Nahrungsbedingungen (z. B. statt Heu — Fleischextrakt) oder durch äußere mechanische Reize (Schütteln) aufheben. Diese Neubelebung der Kultur aus dem Depressionszustand ohne Hinzutreten einer Konjugation bezeichnet nun Calkins als einen Fall von künstlicher Parthenogenese. Sollte aber diese Auslegung der Tatsachen gerechtfertig sein, so mußten noch folgende Bedingungen erfüllt werden. Es mußte nämlich versucht werden, bei einer Kultur, welche zu einer Konjugation hinneigt, die Paarung der Tiere aufzuheben, die Konjugationserscheinungen sich in den einzelnen Tieren weiter abspielen zu lassen, und erst nach alledem sollten sich die weiteren vegetativen Teilungen von neuem einstellen. In den Calkinschen Versuchen fehlen aber diese wichtigen Voraussetzungen vollkommen. Sie dürfen deshalb mit den Erscheinungen der künstlichen Parthenogenese nicht verglichen werden.

Zusammenfassung.

Die Ergebnisse der hier zur Besprechung gelangten Beobachtungen lassen sich kurz in den folgenden Sätzen zusammenfassen:

1. Die Beobachtungen an Protozoen- und Metazoenzellen lassen periodisch wiederkehrende Zustände einer Schwächung (=Depressionszustände) der Lebensfunktionen festellen.

2. Die morphologischen Umänderungen während der Depressionsperioden (Kernvergrößerung, Dotterbildung, Fettanhäufung usw.) weisen auf eine Störung der Assimilations- und Desassimilationstätigkeit der Zelle hin.

3. Das Zutreffen dieses letzteren, aus Beobachtung der morphologischen und physiologischen Umänderungen der Depressionszellen gezogenen Schlusses wird durch entsprechend angestellte Experimente noch weiter befestigt, nämlich:

4. Versetzt man die Zelle durch Störung ihrer Funktionen (z. B. durch ungenügende Sauerstoffzufuhr oder durch Erschwerung der Beförderung der Desassimilationsprodukte, wie Kohlensäure, Ammoniak usw., nach außen) künstlich in einen Depressionszustand, so müssen Erscheinungen auftreten, die in den normalerweise auftretenden Depressionserscheinungen ihr Gegenstück finden. Und so ergaben denn:

5. Die Kulturen von den Infusorien: a) *Stylonychia mytilus* in verschieden starken Prozentsätzen von kohlensaurem Wasser und b) diejenigen von *Paramaecium caudatum* in ammoniakhaltigem Wasser Umänderungen, die den Umänderungen während der Depressionsperioden entsprechen, und zwar

6. zeigte der Makronucleus durchgehend eine starke Vergrößerung, die vielfach von einer Zerstückelung desselben begleitet wurde.

7. Die Mikronuclei zeigten eine auffallend rege Vermehrung durch mitotische Teilungen, die vielfach zur Vervierfachung der Mikronucleuszahl führte. Diese Umänderungen wurden begleitet

8. durch die Sistierung der Teilungsvorgänge der Zelle, durch das Aufhören der Nahrungsaufnahme und durch eine ungenügende Assimilierung der im Körper vorhandenen Nahrung. Alle die unter 6, 7, und 8 erwähnten Umänderungen lassen

9. einen weitgehenden Parallelismus zwischen diesen Erscheinungen und denjenigen, die sich während der Konjugation der Infusorien abspielen, konstatieren.

10. Dieser letzte Umstand dient als eine weitere Stütze für die Anschauung, welche eine Koinzidenz zwischen den tiefen Depressions-

zuständen und dem Auftreten des Konjugationstriebes erblickt und dieselbe sich nach Möglichkeit zu erklären sucht.

11. Die durch die Einwirkung der Kohlensäure, des Ammoniaks und teilweise des Harnstoffs (nach Zersetzung desselben) hervorgerufenen Konjugationserscheinungen führten in keinem Falle zu einem Zusammenlegen von zwei Individuen, vielmehr spielten sich alle diese Umänderungen bis zu dem höchst möglichen Grade in den einzelnen Individuen ab.

12. Dieser Umstand läßt Berührungspunkte zwischen den oben erwähnten Umänderungsprozessen und den Erscheinungen der künstlichen Parthenogenese der Metazoen feststellen.

13. Für die spezifische Wirkung der Kohlensäure, des Ammoniaks und wahrscheinlich auch andrer für die betreffenden Zellen charakteristischer Desassimilationsendprodukte sprechen die zahlreichen mit Natriumchlorid, Magnesiumchlorid, Magnesiumsulfat und Traubenzucker an denselben Infusorien angestellten Versuche, welch letztere niemals die erwähnten morphologischen und physiologischen Umänderungen hervorriefen, und

14. deuten die Versuche mit Kohlensäure und Ammoniak, welche eine Störung der Zellfunktionen zeitigten, und zwar solcher Art, daß sie in Parallele mit den Erscheinungen der Depression stand, darauf hin, daß die Zelle auch normalerweise infolge längerer Ausübung der Lebensfunktionen schließlich aus inneren Ursachen in Zustände geraten muß, während welcher eine ungenügende Assimilation und Desassimilation eintritt. Die Ursache dieser letzteren würde wohl in diesem Falle auch zum Teil in einer Erschwerung der Atmungsprozesse und in einer Anhäufung von Desassimilaten in der Zelle zu suchen sein.

München, im März 1909.

Zitierte Literatur.

Balbiani, G. (1861). Recherches sur les phénomènes sexuels des Infusoires. Journ. de physiol. Bd. IV.

Bütschli, O. (1876). Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Konjugation der Infusorien. Abh. d. Senckenb. naturf. Ges. Bd. X.

—— (1887—89). Protozoa. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig.

Calkins, Gary N. 1902—1904). Studies on the Life-history of Protozoa.
I. in Arch. f. Entwicklungsmech. d. Org. Bd. XV.
II. in Arch. f. Protistenkunde. Bd. l.
III. in Biol. Bull. Bd. V.
IV. in Journ. of Exper. Zool. Vol. I.

Delage, Y. (1908,. Les vrais factenrs de la parténogenèse expérimentale. Arch. de Zool. Expér. et générale. Tome VI, Numéro 11.

Dobell, C. C. (1907). Physiological Degeneration in Opalina. The Qnart. Journ. of Micr. Science. Vol. 51, Part 4.

Elpatjewsky, Wl. (1909,. Über das Biddersche Organ.

Enriques, P. (1905). Della degeneratione senile negli Infusori. Rend. della R. Acad. dei Lincei. Vol. XIV, Serie 5a.

—— (1907). La conjngazione e il differenziamento sessuale negli Infusori. Arch. f. Protistenkunde. Bd. IX., III. Heft.

—— (1908). Die Conjugation und sexuelle Differenzierung der Infusorien. Arch. f. Protistenkunde. Bd. XII, Heft III.

—— (1908 b). Antoreferate im Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen. Bd. 27, Heft 2.

Godlewski, E. jnn. (1908). Plasma und Kernsubstanz in der normalen und der durch änßere Faktoren veränderten Entwicklung der Echiniden. Arch. f. Entwicklungsmechanik der Organismen. Bd. XXVI, 2. Heft.

Hertwig, R. (1889). Über die Konjugation der Infusorien. Münch. Kgl. bayer. Akad. d. Wiss.

—— (1896). Über die Entwickelung des unbefruchteten Seeigeleies. In Festschrift Gegenbaur. Leipzig, Bd. 2.

—— 1900). Über physiologische Degeneration bei Protozoen. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München, Heft 1.

—— (1904). Über physiologische Degeneration bei Actinosphaerium Eichhorni. Festschr. f. Haeckel. Jena (G. Fischer).

Kasantzeff, Wl. (1901). Experimentelle Untersuchungen über Paramaecinm caudatum. Inaug. Dissert. Zürich.

Loeb, J. (1907). The chemical character of the process of fertilization and its bearing upon theory of life phenomena. Univ. of California Public., Physiol. Vol. 3, N. 10.

Mackinnon, D. (1908). A few Observations on the encystation of Actinosphaerium Eichhorni under different conditions of temperature. The Quart. Jonrn. of Micr. Science. Vol. 52, Part 3.

Marcus, H. (1907). Über die Thymus. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. in Würzbnrg.

—— 1908). Beiträge zur Kenntnis der Gymnophionen I. Arch. f. Mikrosk. Anat. Bd. 71.

Maupas, E. (1888). Snr la multiplication des Infusoires ciliés. Arch. Zool. expér. et gén. Bd. VI, Ser. II.

—— (1888). Le rajeunissement karyogamique chez les ciliés. Arch. Zool. expér. et gén. Bd. VII, Ser. II.

Popoff, M. (1907 a). Eibildnng bei Paludina vivipara und Chromidien bei Palndina und Helix. Arch. f. Mikrosk. Anat. Bd. 70.

—— (1907 b). Depression der Protozoenzelle nnd der Geschlechtszellen der Metazoen. Arch. f. Protistenkunde. Festschrift für R. Hertwig.

—— (1908 a). Die Gametenbildung und die Konjugation von Carchesium polypinum. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 89, Heft 3.

Popoff, M. (1908b). Experimentelle Zellstudien I. Arch. f. Zellforschung. Bd. 1. Heft 2—3.

—— (1908c). Über das Vorhandensein von Tetradenchromosomen in den Leberzellen von Paludina vivipara. Biol. Centralblatt. Bd. XXVIII. N. 17.

—— (1909). Experimentelle Zellstudien II. Arch. für Zellforschung. Bd. III. Heft 2.

Prandtl, H. (1906). Die Konjugation von Didinium nasutum. Arch. f. Protistenkunde. Bd. VII.

Prowazek, S. (1899). Protozoenstudien. Arb. a. d. Zool. Institut Wien. Bd. XI.

Tichomirow, A. (1886). Die künstliche Parthenogenese bei Insekten. Arch. f. A. u. Phys. Suppl. Bd.

Reichenow, E. (1908). Die Rückbildungserscheinungen am Anurendarm während der Metamorphose und ihre Bedeutung für die Zellforschung. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 72.

Weismann, A. (1882). Über die Dauer des Lebens. Jena. Tageblatt d. 54. Vers. deutscher Naturf. u. Ärzte in Salzburg.

—— (1884). Über Leben und Tod. Eine biologische Untersuchung. Jena.

Woodruff, L. L. (1905). An experimental Study on the Life-history of Hypotrichus Infusoria. Journ. of Experim. Zool. Vol. II. N. 4.

Tafelerklärung.

Sämtliche Abbildungen (einschl. der Textfiguren) sind mit dem Zeissschen Zeichenapparat, Ocul. 1, Objekt. 7, bei normaler Tubuslänge auf der Höhe des Arbeitstisches gezeichnet.

Fixierung: Pikrinessigsäure; Färbung: Boraxkarmin.

Fig. 1—16. Von den Experimenten mit *Stylonychia mytilus* in kohlensäurehaltigem Wasser in verschiedenen Konzentrationen. (Näheres im Text.)

Fig. 17—25. Experimente mit *Paramaecium caudatum* in ammoniakhaltigem Wasser.

Fig. 26—27. Experimente mit *Paramaecium caudatum* in harnstoffhaltigen Lösungen.

Alle Figuren zeigen äußerst charakteristische Vergrößerungen, Lappungen oder aber Zerstückelungen des Makronucleus. Die Mikronuclei weisen eine Steigerung ihrer Zahl auf. Dies wird erreicht durch typisch mitotische Teilungen. (Näheres im Text.)

Im folgenden gebe ich nur die Größen (in Teilstrichen des Ocularmikrometers ausgedrückt) der einzelnen gezeichneten Tiere. Die Messungen sind bei normaler Tubuslänge, Ocul. 3, Objekt 7. ausgeführt. Ein Teilstrich des Ocularmikrometers = 2,73 μ.

Tafel I.

Stylonychia mytilus — Kohlensäureexperimente.

Fig. 1. Länge = 33. Breite = 33.
Fig. 2. L. = 35. Br. = 32.
Fig. 4. L. = 50, Br. = 25.
Fig. 6. L. = 60, Br. = 27.

Fig. 7. L. = 55, Br. = 23.
Fig. 8. L. = 40, Br. = 21.
Fig. 9. L. = 52, Br. = 26.
Fig. 10. L. = 48, Br. = 21.
Fig. 11. L. = 52, Br. = 22.
Fig. 12. L. = 60, Br. = 30.
Fig. 13. L. = 47, Br. = 35.
Fig. 14. L. = 55, Br. = 32.
Fig. 15. L. = 35, Br. = 35.
Fig. 16. L. = 70, Br. = 35.

Die Größe einer normalen *Stylonychia mytilus* vor der Teilung beträgt: Länge 135–140, Breite 65–68.

Paramaecium caudatum. Experimente mit Ammoniak.

Fig. 17. Länge = 58, Breite = 21.
Fig. 18. L. = 53, Br. = 20.
Fig. 19. L. = 52. Br. — 20.
Fig. 20. L. = 52, Br. = 21.
Fig. 21. L. = 57, Br. = 20.

Tafel II.

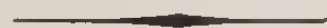
Paramaecium caudatum. Experimente mit Ammoniak.

Fig. 22. Länge = 59, Breite = 20.
Fig. 23. L. = 57, Br. = 22.
Fig. 24. L. = 59, Br. = 26.
Fig. 25. L. = 57, Br. = 23.

Paramaecium caudatum. Experimente mit Harnstoff.

Fig. 26. Länge = 50, Breite = 18.
Fig. 27. L. = 52, Br. = 20.

Die Größe der vor der Teilung stehenden Paramäcien schwankt:
Textfig. A. Länge = 79, Breite = 29.
Textflg. B. L. = 77, Br. = 28.
Textfig. C. L. = 87, Br. = 32.



Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von Branchipus Grub. und der parthenogenetischen Generationen von Artemia salina.

Von

Wilhelm Fries.

(Aus dem Zoologischen Institut Freiburg i. B.)

Hierzu Tafel III—V.

Im Jahre 1892 untersuchte Brauer in einer eingehenden und grundlegenden Arbeit die Oogenese von *Branchipus Grubei*, der im Jahre 1894 dieselben Untersuchungen an dem parthenogenetisch reifenden Ei von *Artemia salina* folgten. Nach Brauers Angaben verlaufen die Reifungsvorgänge bei *Branchipus* kurz folgendermaßen: Im Ruhezustande der Oogonien erscheint das Chromatin im ganzen Kernraum zerstreut; aus ihm differenziert sich dann ein einziger chromatischer Faden heraus. Derselbe kontrahiert sich und zerfällt durch Querteilung in zwölf voneinander getrennte Fäden. In der weiteren Folge erleiden diese eine Verkürzung und zugleich eine doppelte Längsspaltung. So entstehen vierteilige Chromosomen, »Tetraden«. Bei gewisser Ansicht erscheinen diese vier Teile als an den Ecken eines Quadrates angeordnet. Diese Form von Chromosomen bleibt erhalten bis zur ersten Richtungsspindel, in der je zwei Kugeln, d. h. je eine Hälfte des Chromosoms auf die Tochterplatten verteilt wird. In der zweiten Reifungsteilung werden die zurückbleibenden beiden Kugeln eines Chromosoms getrennt. Beide Teilungen sind nach Brauer Äquationsteilungen. In den somatischen Zellen fand Brauer 24, in den Oocyten nur 12 Chromosomen. Diese Zahlenreduktion der Chromosomen in den Reifungsstadien erklärt er folgendermaßen. In den Oocyten zerfällt der einheitliche Chro-

matinfaden durch Segmentierung in zwölf Fäden bzw. Chromosomen, in den Zellen des Soma erfolgt eine Querteilung mehr, so daß also 24 Chromosomen resultieren. Die Zahlenreduktion beruht demnach auf dem Unterbleiben einer Querteilung des Chromatinfadens in den Oocyten. Ein weiterer Unterschied zwischen den Chromosomen der somatischen Zellen und der Oocyten beruht ferner darin, daß in ersteren nur eine einfache, in letzteren dagegen eine doppelte Längsspaltung eintritt. Auf die weitere Entwicklung des Eies nach der Befruchtung, Entoderm- und Keimblätterbildung gehe ich nicht ein. — Für das parthenogenetische Ei von *Artemia salina* ergaben die Untersuchungen etwa folgendes: Bei *Artemia* liegt eine zweifache Art der Entwicklung vor, je nach dem nur ein Richtungskörper gebildet wird oder auch ein zweiter zur Anlage kommt, der aber wieder in das Ei eingezogen wird. Bei der Reifung des Eies mit Bildung nur eines Richtungskörpers fand Brauer in den Zellen des Soma 84 Chromosomen. Die jüngsten Stadien der Oogonien- und Oocytenentwicklung wurde nicht näher untersucht, aber es lag die Vermutung nahe, daß bei *Artemia* die Chromosomen genau so entstehen, wie dies für die Somazellen von *Branchipus* nachgewiesen wurde. In den älteren Oocyten fanden sich 84 Chromosomen, die eine doppelte Längsspaltung aufweisen. Jeder Teil hat die Form eines sehr kurzen runden Stäbchens, so daß man auf einem Querschnitt vier Kugeln sieht, die durch einen schmalen Spalt getrennt sind, wie die bei *Branchipus*. In der Richtungsspindel werden je zwei Kugeln auf die beiden Tochterplatten verteilt. Die Teilung faßt Brauer als eine Äquationsteilung auf. Bei dieser Art der Entwicklung erfolgt keine weitere Bildung eines Richtungskörpers, sondern der Kern geht unmittelbar in den Ruhezustand über, aus dem sich dann 84 Chromosomen zur Furchungsspindel herausbilden. Brauer nimmt an, daß diese Chromosomen zweiteilig sind. Bei dem zweiten Entwicklungsmodus mit Ausbildung der zweiten Richtungsspindel verlaufen die ersten Stadien bis zur Ausbildung des ersten Richtungskörpers genau gleich. Dann aber wird die im Ei verbleibende Partie, d. h. die beiden Kugeln, einer abermaligen Teilung unterzogen. Eine Abschnürung des zweiten Richtungskörpers findet jedoch nicht statt, sondern derselbe kehrt wieder in das Ei zurück.

Die beiden in demselben nun vorhandenen Kerne wandeln sich im Centrum zu ruhenden Kernen um, aus denen sich die Furchungsspindel herausdifferenziert. Die Äquatorialplatte derselben enthält

zweimal 84 = 168 Chromosomen. Diese Zahlendifferenz bleibt in den weiteren Furchungszellen erhalten. Vergleicht man die Chromosomenentwicklung bei *Branchipus* und dem parthenogenetischen Ei von *Artemia*, so findet man, daß nur in dem befruchtungsbedürftigen *Branchipus*-Ei eine Zahlenreduktion eintritt, eine solche dagegen in dem parthenogenetischen Ei fehlt. Die Teilung, durch die beim parthenogenetischen Ei ein Richtungskörper abgeschnürt wird, ist nach Brauer keine Reduktionsteilung. Das Vorkommen von 84 Chromosomen in den rein parthenogenetischen Generationen und das ausnahmsweise Vorhandensein von 168 Chromosomen in denjenigen parthenogenetischen Generationen, die aus einem Ei hervorgegangen sind, in welchem der weibliche Vorkern mit dem zweiten Richtungskörper verschmolzen ist, läßt es fraglich erscheinen, ob die Zahl 84 dadurch zustande kommt, daß Doppelchromosomen vorhanden sind, die sich dann, wenn nur ein Richtungskörper gebildet wird, nicht in die Einzelchromosomen spalten. Auf diese Frage soll hier nicht eingegangen werden da mir *Artemia* mit geschlechtlicher Fortpflanzung ebenso wie *Artemia*, welche parthenogenetische Eier mit zwei Richtungskörpern entwickelt, nicht zur Verfügung stand. Übrigens erklärt Petrunkewitsch (1902) diesen ganzen zweiten Entwicklungsmodus für pathologisch, außerhalb der normalen Entwicklung des Tieres liegend. Eine Weiterentwicklung derartiger Eier scheint ihm unwahrscheinlich. Nach ihm ist die Bildung nur eines Richtungskörpers mit 84 »Dyaden« die einzig normale. Zu der gleichen Ansicht, daß die Chromosomenreduktion in den Oocyten darauf beruht, daß der einheitliche Chromatinfaden eine Querteilung weniger erleidet als in den somatischen Zellen, gelangt Brauer auch bei Untersuchungen an der Spermatogenese von *Ascaris* (1893). Ein Teil der Autoren, die in neuerer Zeit sich mit der Keimzellentwicklung beschäftigt haben, gelangen zu einer Vorstellung von der Chromosomenreduktion, die von der Brauerschen sich nicht sehr entfernt. Sie nehmen an, daß diese Chromosomenverminderung durch eine »endweise Conjugation« zustande kommt. Aus dem ruhenden Kern entwickeln sich nach diesen Forschern einzelne Fäden, die sich mit den Enden aneinanderlegen und sich sodann längsspalten. Man kann also an diesen Fäden einen Längsspalt und einen Querspalt unterscheiden, deren ersterer Teile eines Chromosoms trennt, während letzterer. der mehr oder minder deutlich ist, die Trennung bzw. Aneinanderlegung verschiedener Chromosomen andeutet. In der einen Richtungsteilung erfolgt eine Trennung nach

dem Querspalt, also eine Reduktion, in der andern nach dem Längsspalt, eine Äquationsteilung. Was die ersteren Vorgänge dieses Prozesses, jene endweise Vereinigung zweier Chromosomen zu einem Gamosom (Häcker) anbelangt, so ließe sich dieses mit der Brauerschen Ansicht von dem Unterbleiben einer Querteilung in den Oocyten wohl vereinigen. Diese Ansicht steht aber nun dadurch mit der Brauerschen Darstellung in Widerspruch, daß die Chromosomen bei *Branchipus* in den Reifungsteilungen eine zweimalige Längsteilung, nie aber eine Querteilung erleiden. Ein andrer Teil der neueren Autoren glaubt das Zustandekommen der Chromosomenreduktion darin suchen zu müssen, daß je zwei Chromosomen durch »parallele Syndese« zu einem Doppelchromosom sich vereinigen. Nach diesen Forschern entstehen aus dem ruhenden Kern der jungen Oocyten zu Beginn der Wachstumsperiode längere, nicht längsgespaltene Chromosomen, die sich im späteren Verlauf der Entwicklung, zum Teil in der Synapsis, in ihrer ganzen Länge aneinanderlegen und so Doppelchromosomen bilden, die im weiteren Verlauf bis zur ersten Reifungsteilung nicht mehr wesentlich voneinander getrennt werden. In dieser erfolgt dann die Trennung der beiden Spalthälften, so daß je ein Chromosom auf die Tochterplatten verteilt wird; die erste Teilung ist sodann die Reduktionsteilung. In der zweiten Teilung wird das im Ei zurückbleibende Chromosom nochmals längsgeteilt.

Auch diese Auffassung ist mit der Brauerschen Anschauung nicht zu vereinen, da Brauer angibt, daß in den Oocyten die einzelnen Chromosomen durch Querteilung eines kontinuierlichen Fadens entstehen. Das Problem, ob eine Reduktion bei *Branchipus* besteht, scheint nach Brauer in negativem Sinne beantwortet werden zu müssen. Nun zeigte aber Tretjakoff in einer Bearbeitung der Spermatogenese von *Ascaris* (1905), daß man die Reifeteilungen bei diesem Nematoden auch anders auffassen und erklären kann, als dies Brauer tat. Einer Anregung Herrn Geheimrats Weismann folgend, soll nun in folgendem untersucht werden, ob eine Reduktionsteilung bei *Branchipus* fehlt, und ob die Chromosomenreduktion auf die von Brauer angegebene Weise erfolgt. Ferner soll an der Hand einer genauen Vergleichung der geschlechtlichen und parthenogenetischen Keimzellenentwicklung festzustellen versucht werden, wie die Syndese hier erfolgt, falls überhaupt eine solche vorhanden ist.

Es sei mir gestattet, an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Weismann, meinen herzlichen Dank aus-

zusprechen für die Anregung zu diesen Untersuchungen und das ständige gütige Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte. Ebenso bin ich Herrn Privatdozent Dr. SCHLEIP, der meine Arbeit durch zahlreiche Ratschläge und Hinweise förderte, sowie Herrn Dr. KÜHN zu lebhaftem Danke verpflichtet.

Material und Methode.

Die zur Untersuchung gelangenden Exemplare von *Branchipus Grubei* v. DYB. wurden teils von mir während der Monate April und Mai 1908 in einem Tümpel bei Frankfurt a. M. gefangen, teils entstammen sie einem solchen bei Dresden. Letztere verdanke ich der Güte des Herrn Dr. WOLFF. Es sei mir gestattet, ihm an dieser Stelle für sein freundliches Entgegenkommen meinen herzlichen Dank auszusprechen. Zum Vergleiche wurde *Branchipus pisciformis* (*stagnalis*) herangezogen, der im wesentlichen die gleichen Verhältnisse wie *Branchipus Grubei* aufwies. Zum Teil wurden die Tiere direkt am Fundplatz mit warmem Sublimat-Eisessig-Gemisch fixiert, zum Teil wurde Chromosmiumsäure angewandt. Wenn auch letztere Fixirung für einige spezielle Zwecke (Feststellung der Zellgrenzen) gute Resultate gewährt, so ist im allgemeinen Sublimat-Eisessig, insbesondere für die spätere Färbung vorzuziehen. Die Schnitte hatten die Dicke von 5–12 μ. Da in späteren Stadien das Ei bedeutend an Größe zunimmt, so ist für diese Zwecke eine Schnittdicke von 10 μ rätlich. Die Tiere wurden sowohl in Paraffin wie in Celloidinparaffin geschnitten. Letztere Methode ergibt, besonders für Eier mit großem Dotterreichtum, die leicht zerreißen, gute Resultate. Zur Färbung diente HEIDENHEINsches Eisenhämatoxylin und Haematoxylin nach DELAFIELD. Die Gegenfärbung bestand in Pikrokarmin oder Eosin. Eisenhämatoxylin gab in den jungen Stadien mit wenig oder gar keinem geformten Dotter gute Bilder, während es in späteren wegen der intensiven Färbbarkeit desselben das Chromatin nicht deutlich hervortreten ließ.

Die untersuchten Exemplare von *Artemia salina* stammen aus Odessa und wurden mir von Herrn Geheimrat WEISMANN zur Verfügung gestellt. Sie wurden in einem Aquarium gehalten und waren durchweg parthenogenetisch. Männchen wurden niemals beobachtet. Zur Fixierung wurde Sublimat-Eisessig nach GILSON-PETRUNKEWITSCH angewandt. Gefärbt wurde mit Hämatoxylin nach DELAFIELD, Gegenfärbung Eosin.

Spezielle Untersuchung.

1. Branchipus Grubei.

I. Das Chromatin in den somatischen Zellen.

Da es für unsre Zwecke weniger auf eine genaue Erörterung der chromatischen und plasmatischen Verhältnisse in den Kernen und Zellen des Soma ankommt als vielmehr auf eine Feststellung der Zahlenverhältnisse der Chromosomen in diesen, so wurden die verschiedenen Differenzierungen der somatischen Zellen je nach ihrer physiologischen Funktion nicht untersucht, sondern speziell nur die Ausbildung der Chromosomen. Es war von vornherein von Interesse, festzustellen, ob in der Entwicklung des Chromatins im Kern der somatischen Zellen und der Eizelle eine Übereinstimmung stattfindet, insbesondere ob die Zahl der Chromosomen in beiderlei Zellen dieselbe ist. Zu dieser Untersuchung eignen sich in besonderem Maße die Epithelzellen des Darmes, die zahlreiche Mitosen aufweisen. Im Ruhezustand (Fig. 1) findet man das Chromatin in dem langgestreckten Kern als fein verteiltes Gerüst, in dessen Maschen mehrere an Größe verschiedene Nucleoli eingebettet sind. Die Zahl der letzteren ist sehr variierend, wohl mit dem mehr oder weniger starken Stoffwechsel der Zelle im Zusammenhang stehend. Die Chromosomen, die sich in der Prophase einer Zellteilung aus diesem Netz herausbilden, finden sich in der Zahl 22—24; eine genauere Zählung ist wegen der Kleinheit der Zellen nicht möglich. Sie haben die Form kurzer, fast kugelförmiger, an den Enden etwas verdickter Stäbchen (Fig. 3). Zur Zeit der Ausbildung der Spindel verschwinden die Chromosomen, indem sie zunächst ihre starke Färbbarkeit verlieren, um dann bald vollständig unsichtbar zu werden. An den Polen der Spindel findet man zwei mit Eisenhämatoxylin sich stark färbende Centrosome, an denen man einen Centralkörper und einen helleren Hof unterscheiden kann (Fig. 2). Von einer von ihnen ausgehenden Polstrahlung wurde nichts beobachtet. In der Polansicht einer Äquatorialplatte läßt sich die Zahl der Chromosomen auf 24 feststellen. Die beiden Tochterplatten rücken allmählich auseinander, während die Centrosome auf diesen Stadien nicht mehr nachzuweisen sind. Nach dem Auseinanderrücken der Tochterchromosomen bleiben die Spindelfasern zwischen denselben noch längere Zeit erhalten (Fig. 4). Die gleichen Verhältnisse wurden auch in den übrigen somatischen Zellen gefunden.

II. Das Ovarium.

Wie durch die Arbeiten von Spangenberg, Buchholz, Nietsche und Claus gezeigt wurde, besteht der weibliche Genitalapparat von *Branchipus* aus dem paarigen Ovar, den paarigen Oviducten, dem unpaaren Uterus, der durch zwei Zellpolster von den Oviducten getrennt ist, und endlich der unpaaren Scheide.

Die Ansicht von Claus, daß dieses Zellpolster die Eier an vorzeitigem Übertritt in den Uterus verhindern soll, kann ich nicht teilen, da ich des öfteren auch Eier in den Uterus übertreten sah, zu einer Zeit, da eine Begattung nicht stattgefunden hatte. Ich glaube daher, daß diese Zellpolster ausschließlich zur Vermeidung eines Eindringens der Spermatozoen in den Oviduct und dadurch einer vorzeitigen Befruchtung dienen. Brauer berichtet in seiner Arbeit von Isolationsversuchen, die er an Weibchen anstellte, um durch Ausschließung einer Befruchtung parthenogenetische Weiterentwicklung zu erregen. Es gelang ihm jedoch nur, Weibchen sieben Tage am Leben zu erhalten, während welcher Zeit kein Übertritt der Eier in den Uterus stattfand und auch die Eibildung im Ovar sistiert wurde. Ich habe diese Versuche an Weibchen von *Branchipus pisciformis* wiederholt, die in mancher Beziehung besser für derartige Experimente geeignet sind als der viel empfindlichere *Branchipus Grubei.* Es gelang mir, diese Weibchen drei Wochen am Leben zu erhalten, während welcher Zeit auch Eier in den Uterus übertraten. Die genaue Untersuchung ergab jedoch, daß dieselben sich nicht weiterentwickelt hatten; sie waren alle auf dem Stadium der ersten Richtungsspindel stehengeblieben. Der Richtungskörper wurde nicht abgeschnürt. Da die Ausbildung des ersten Richtungskörpers mit dem Eindringen des Spermatozoons zusammenfällt, so liegt es nahe, an eine Wechselwirkung beider Kerne zu denken. Allerdings muß ich die Möglichkeit einer parthenogenetischen Weiterentwicklung des Eies zugeben, da meine Isolationsversuche nicht in derartigem Umfange ausgeführt werden konnten, daß Parthenogenese völlig ausgeschlossen erscheint, sie erscheint mir jedoch in hohem Grade unwahrscheinlich. — Der Bau des beiderseits vom Darm gelegenen Ovars und die Ausbildung und Differenzierung der Eier in diesem wurde durch die Untersuchungen von Nietsche und Brauer klargestellt, denen ich im allgemeinen nichts Neues hinzuzufügen habe. Der Vollständigkeit halber sei hier kurz der Verlauf der Eientwicklung wiederholt. Die Keimzone des einen langen Schlauch dar-

stellenden Ovars befindet sich beiderseits lateral. In dieser Zone der Oogonien findet man häufig Spindeln und Teilungsfiguren. Eine Differenzierung in Ei- und Nährzellen ist hier noch nicht zu beobachten. Die letzten Oogonien lösen sich dann bündelweise von dieser Zone los, wandern medial und treten in das Stadium des Wachstums und der Differenzierung ein. Auf Kosten der zahlreichen Nährzellen wachsen die wenigen Eizellen rasch heran und erfüllen mit den sie umgebenden Nährzellen den ganzen medialen Teil des Ovars. Sind die Eier fertig ausgebildet, so treten sie, nun sehr dotterreich geworden, in die Reifungsphase ein.

Die Prophase bis zur Ausbildung der Äquatorialplatte der ersten Teilung wird in den Oviducten durchlaufen, der Beginn der Metaphase tritt mit dem Übertritt der Eier in den Uterus und dem Eindringen des Spermatozoons ein. Im Uterus erfolgen dann die späteren Stadien bis zur Ablage des Eies. Mit der Ausstoßung der reifen Eier aus dem Uterus rückt eine neue Lage in den Uterus bzw. in die Oviducte über. Häufig findet man auch Eier mit ausgebildeter erster Richtungsspindel im Ovar selbst. Man kann also an dem Ei eine Phase der Bildung, des Wachstums und der Differenzierung und endlich der Reifung unterscheiden.

Oogonien.

Wie schon vorher erwähnt, liegen die jüngsten Oogonien lateral der Wandung des Ovariums an, von den Wandzellen desselben nur schwer zu unterscheiden (Fig. 5). Die kleinen Zellen haben ein dunkel granuliertes Plasma, so daß sich das hellere Kernbläschen scharf abhebt. Von den übrigen Zellen gleicher Phase ist die Oogonienzelle durch eine Zellmembran getrennt, die aber wegen der Kleinheit und dichten Zusammenlagerns derselben leicht übersehen werden kann, so daß der Eindruck eines Syncitiums mit eingesprengten Kernen erweckt wird. Bei Fixierung mit Chromosmiumsäure treten jedoch die einzelnen Zellgrenzen deutlich hervor.

Der Kern, der von einer Kernmembran umgeben ist, hat längliche, ovale Gestalt (Fig. 6). Das Chromatin hat im Ruhezustand die Form eines Netzwerks. In einem maschenförmigen Gerüst aus weniger färbbarer Substanz (Linin) sind viele an Zahl nicht feststellbare stark färbbare chromatische Körper eingebettet. Dieselben finden sich hauptsächlich in den Knotenpunkten des Maschenwerks. Einen mehr oder weniger stark färbenden, an Größe variierenden Nucleolus findet man auf diesem Stadium immer, gewöhnlich zwi-

schen den Maschen des Netzwerks liegend. Das Chromatin formt sich zu Beginn der Oogonienteilung zu kurzen, stäbchenförmigen Chromosomen um, die häufig an den Enden etwas kolbig angeschwollen oder auch umgebogen sein können, so daß leicht der Eindruck der Zweiteiligkeit durch Längsspaltung erweckt werden kann (Fig. 7). Bei näherer Beobachtung bemerkt man aber immer, daß es sich hier nicht um zwei getrennte Kugeln handelt, sondern um ein kontinuierliches Element, das allerdings an den Enden eine größere Färbbarkeit und eine Chromatinanhäufung aufweist. Während der Nucleolus mehr verblaßt und endlich vollkommen verschwindet, ordnen sich die Chromosomen zur Äquatorialplatte an. In den früheren Stadien sowie in der Polansicht einer Äquatorialplatte läßt sich die Zahl der Chromosomen mit Bestimmtheit auf 22—24 angeben, so daß also diese mit derjenigen der Chromosomen in den somatischen Zellen übereinstimmt (Fig. 9).

An den Polen der Spindel findet man scharf gefärbte Centrosome; von einem helleren Hofe um diese oder von einer von ihnen ausgehenden Polstrahlung wurde nichts beobachtet (Fig. 8). Die Chromosomen teilen sich sodann nach dem Modus der Äquationsteilung, und die entstehenden Tochterchromosomen rücken nach den Polen der Spindel, wo sie zunächst dicht angehäuft liegen, dann aber auseinanderweichen (Fig. 10). Zwischen den Tochterplatten lassen sich noch lange die achromatischen Fasern sichtbar machen (Fig. 11 u. 12). Zur Ausbildung einer Mittelplatte kommt es jedoch nicht. Die Centrosome verschwinden, über ihren Verbleib ließ sich nichts Sicheres ermitteln. Die Chromosomen der Anaphase scheinen alsdann sich wieder zu einem dünnen Fadengerüst umzuwandeln. Direkt beobachten läßt sich dieser Vorgang nur sehr schwer. Da aber immer sehr zahlreiche Zellen, deren Kerne ein Gerüstwerk mit eingebetteten Chromatinkugeln enthalten, ähnlich dem, wie es die jüngsten Oogonien aufweisen, um die wachsenden Oocyten herumliegen, so liegt wohl der Schluß nahe, daß dieses die unmittelbaren Vorstadien der Wachstumsperiode sein werden. Der Kern geht also offenbar vor der Wachstumsperiode in ein Ruhestadium über. Ähnliche Umwandlung des Kerns vor der Wachstumsperiode beschreibt auch Lérat bei *Cyclops strenuus*: »La disposition du noyau n'est pas différente de ce qu'elle est dans les oogonies des générations précédentes.« Schreiner fand bei *Myxine*, daß die jungen Spermatocyten den Spermatogonien gleichen; auch hier breitet sich das Chromatin nach der Oogonienteilung zu einem feinen Netzwerk aus.

Die Oogonien scheinen einer mehrmaligen Teilung zu unterliegen, bevor sie sich zu wachsenden Oocyten umwandeln. Wie oft diese Teilung stattfindet, läßt sich natürlich nicht verfolgen, ist jedoch auch für den weiteren Verlauf und für die Bewertung der Chromosomen von keinem besonderen Interesse. Auf die Endzone des Ovariums, die sich durch ihre zahlreichen Kerne, kleine Zellen und häufige Mitosen auszeichnet, folgen dann in weiterem Umfange größere, hellere Zellen mit Kernen, die als die jüngsten wachsenden Oocyten anzusehen sind.

Aus dem Chromatin der ruhenden Oogonienzelle beginnt sich das Chromatingerüst herauszubilden. Die einzelnen Chromatinkörner, die in dem Liningerüst eingebettet sind, verändern sich zunächst derart, daß sie viel dichter dem hellen Faden aufgelagert erscheinen. Man kann jedoch hier noch nicht einen oder mehrere zusammenhängende Fäden erkennen. Aus diesem Chromatinnetz entstehen dann dichte dünne Fäden, die die Zusammensetzung aus einzelnen Chromatinkörnern wohl erkennen lassen und ohne besondere Anordnung den Nucleolus umkreisen (Fig. 14). Ähnliche Umwandlung der Chromosomen der Anaphase einer Oogonienteilung durch einen Ruhezustand hindurch wurde von mehreren Untersuchern beobachtet, ich erwähne hier nur Schleip, der sowohl bei der Eireifung als auch bei der Samenreifung von *Planaria gonocephala* beobachtete, daß auch bei diesem Objekt die dünnen Fäden in den jungen Oocyten dadurch entstehen, daß in späteren Stadien des ruhenden Kerns die Chromatinkörnchen nicht einzeln liegen, sondern daß sie mit Nachbarkörnchen zu kurzen Fädchen zusammengereiht sind. Diese Fädchen werden dann immer deutlicher und nehmen scheinbar an Länge zu. Brauer glaubte in seinen Untersuchungen hier einen einheitlichen Faden zu beobachten, der erst durch spätere Querteilung zunächst in sechs meist im Kernraum zerstreut liegende Fäden geteilt wird, deren Zahl dann durch folgende Querteilung auf zwölf sich erhöht. Die freien Enden des Fadens, die ihm auch zu Gesicht kamen, erklärt er dadurch hervorgerufen, daß durch das Schnittmesser Teilungen vollzogen wurden. Allerdings muß man zugeben, daß die Größe der Zelle auf diesem Stadium bereits derart ist, daß eine Zerteilung derselben durch den Schnitt eintritt, aber man kann trotzdem feststellen, daß außer diesen durch das Messer hervorgebrachten Enden noch freie natürliche vorhanden sind.

Es liegt also kein einheitlicher Faden vor, der erst später verschiedene Querteilungen erleidet, sondern aus dem ruhenden Kern

bilden sich gleich von Anfang gesonderte Fäden heraus. Was dagegen die Zahl dieser Fäden anbelangt, so ließ sich diese wegen der Größe der Fäden und der dadurch hervorgerufenen Teilung durch das Messer nicht feststellen. Die Beobachtung ihres feineren Baues erweist, daß diese deutlich gekörnt sind. In dem weniger gefärbten Grundfaden liegen zahlreiche an Form und auch Größe verschiedene Körner eingebettet, die man wohl als »Mikrosomen« anzusehen hat. In diesem Ausbildungsstadium ließ sich von einer Längsspaltung nicht die geringste Spur nachweisen. Die weitere Umwandlung, die der Kern nun zu durchlaufen hat, besteht in einer Wanderung der einzelnen dünnen Fäden, zugleich wird das Kernbläschen immer heller und hebt sich deutlich von dem dunkelgefärbten Protoplasma ab (Fig. 15). Die Fäden wandern zunächst nach einem Pole des Kerns, gewöhnlich demjenigen, der dem kleinen und wenig färbbaren Nucleolus gegenüberliegt. Hier liegen sie ohne besondere Orientierung, jedoch läßt sich mit Bestimmtheit angeben, daß auch auf diesem Stadium eine Längsspaltung noch nicht vorhanden ist. Eine besondere Richtung der freien Enden nach einem Punkte des Kerns, etwa dem, woselbst der Nucleolus zu liegen kommt, wie dies SCHLEIP für *Planaria* und HENDERSON für *Dytiscus* beschreibt, war bei *Branchipus* nicht zu beobachten. Die Fäden beginnen sich nun excentrisch im Kern zusammenzudrängen. Zunächst sind die einzelnen zwar noch ihrem ganzen Verlauf nach zu erkennen, bald beginnt aber die Zusammenziehung des Knäuels immer dichter zu werden, so daß eine Entwirrung in die einzelnen zusammensetzenden Komponenten nicht mehr möglich ist (Fig. 16). Soweit man die einzelnen Bestandteile noch vor diesem dichten Knäuel verfolgen kann, scheint manchmal ein paralleler Verlauf einiger benachbarter Fäden zu bemerken zu sein. Der dichte Knäuel selbst wurde von verschiedenen Beobachtern gefunden und beschrieben, ich erwähne hier LÉRAT, der bei *Cyclops* ein »magma tellement dense, qu'on n'y peut découvrir aucune structure« vorfand. Der ganze übrige Kernraum, der nicht von dem Chromatin eingenommen wird, ist hell, am entgegengesetzten Ende des Bläschens liegt gewöhnlich der wenig gefärbte Nucleolus (Fig. 17). Wir haben also in diesem Stadium einen Zustand des Kerns vor uns, während dessen die Kernsubstanz eine mehr oder weniger einseitige Kontraktion erleidet (HÄCKER) und der allgemein als Synapsis oder mit MC CLUNG als Synicesis bezeichnet wird. Dieses Stadium wird von vielen Beobachtern an den verschiedensten Objekten beschrieben, so

fanden es Schleip bei *Planaria*, Henderson bei *Dytiscus*, Woltereck bei *Cypris*, Lérat, wie schon erwähnt, für *Cyclops* usw. Meves und Häcker stehen diesen Angaben skeptisch gegenüber und halten das Synapsisstadium nur für ein Kunstprodukt, das wohl hauptsächlich durch Fehler der Konservierung hervorgerufen wird. Ich glaube nicht, daß hier bei *Branchipus* ein derartiger Grund für die Erscheinung der Synapsis zu suchen ist, denn bei allen Tieren, die mit den verschiedenen Konservierungsmitteln behandelt wurden, zeigte sich in gleicher Weise die einseitige Kontraktion des Chromatins im Kern. Gegen die Auffassung der Synapsis als ein Kunstprodukt sprechen dann weiter die Befunde am lebenden Tiere von Wejdowsky bei Olygochaeten, Oettinger bei Myriopoden, Schleip an Ostrakoden, Sargant, Overton bei Pflanzen. Aus der Synapsis beginnen sich allmählich einzelne Fäden herauszuwirren. Man sieht, nachdem die Dichte des Knäuels durch die Auflösung zerstört ist, die einzelnen Bestandteile erscheinen, die ihn zusammensetzten. Man findet zunächst noch die dünnen Fäden, die immer längs nebeneinander verlaufen, dann trifft man aber neben diesen dünnen Fäden nun dickere, schätzungsweise doppelt so starke Fäden, die einen deutlichen Längsspalt enthalten (Fig. 18). Schreitet die Entwicklung weiter vor, so sieht man dann keine dünnen Fäden mehr, sondern es treten nur noch die dicken längsgespaltenen Fäden auf, die schon in dem vorhergehenden Stadium beobachtet wurden (Fig. 19).

Sie liegen in früheren Stadien auch noch in einem dichten Knäuel zusammen, beginnen aber in der Folge mehr und mehr auseinanderzuwandern, bis sie vollständig voneinander isoliert im hellen Kernbläschen verteilt liegen (Fig. 20/21). In allen diesen Kernen ist ein kleiner schwach färbbarer Nucleolus zu beobachten, der zunächst außerhalb des synaptischen Knäuels, in späteren Stadien unregelmäßig im Kern und unabhängig von der Lagerung der dichten Fäden liegt. Was endlich die Zahl und Form der letzteren anbelangt, so zeigen sämtliche einen Längsspalt, der durch die ganzen Fäden hindurchzieht, diese in zwei dünne Teilfäden trennend. Von einem zweiten Längsspalt in je einem Teilstück konnte ich nichts beobachten. Jeder Einzelfaden ist vielfach gekörnelt, ähnlich den früheren Fäden, die auch aus einzelnen Mikrosomen zusammengesetzt waren. Ob je zwei Mikrosomen der Teilfäden zusammengehörig sind und nun durch den Längsspalt getrennt werden, wie dies für andre Objekte angegeben ist, lasse ich dahingestellt. In den postsynaptischen Stadien läßt sich mit Bestimmtheit immer feststellen, daß die Zahl

dieser dicken Fäden zwölf beträgt. Bedenkt man nun, daß die Zahl der Chromosomen in der Anaphase der letzten Oogonienteilung 24 betrug, hier aber nur zwölf Chromosomen vorliegen, so muß zwischen jenen Stadien eine Zahlenverminderung eingetreten sein. Auf die genauere Erklärung dieser Zahlenreduktion gehe ich weiter unten ein. Hier sei nun die weitere Ausbildung der Chromosomen beschrieben.

Postsynaptische Ausbildung der Chromosomen.

Aus den dünnen Chromatinfäden entwickelten sich im Stadium der Synapsis zwölf dicke längsgespaltene Fäden, die nun aus dem Knäuel sich herausdifferenzierten und verteilt im Kernraum lagern. Zunächst sieht man noch ihre Zusammensetzung aus Mikrosomen, die paarweise einander in den beiden Fäden gegenüberliegen. Die Fäden beginnen sich dann immer mehr zusammenzuziehen, wodurch der Längsspalt deutlicher ins Auge fällt (Fig. 22). Zugleich beginnt die Körnelung der Einzelbestandteile zu verschwinden. Die Kontraktion der Fäden dauert an, während Kernbläschen und Zelle wachsen, bis sich aus den zwölf dicken längsgespaltenen Fäden zwölf stäbchenförmige zweiteilige Elemente herausbilden (Fig. 23). Nach Brauer sollen nun durch erneute Längsspaltung der Einzelelemente die zwölf dicken Fäden in zwölf vierteilige Elemente zerfallen. Ich habe in meinen Präparaten ein Auftreten eines solchen zweiten Längsspaltes nicht feststellen können. Desgleichen zeigt sich keine Spur von einer Querteilung. Die ausgebildeten Chromosomen scheinen mir immer nur bivalente Elemente darzustellen, deren einzelne Bestandteile kurze gebogene und an den Enden etwas kolbig angeschwollene Stäbchen sind, die wohl durch einen Längsspalt voneinander getrennt sind, aber von einer nochmaligen Spaltung in ihrer jetzigen Ausbildung nichts erkennen lassen. Obwohl einige Chromosomen an die Bilder erinnern, die Brauer in seiner Arbeit als »doppelt längsgespaltene Elemente« betrachtet, so glaube ich doch, besonders durch die Untersuchung der Vorstadien bewogen, daß hier nur bivalente Elemente mit einem Längsspalt vorliegen. Auch scheint die Entwicklung eine Andeutung über diese Art der Entstehung zu geben. In den Fig. 22—23 sieht man schon das Chromatin in jedem der Einzelfäden häufig am Ende des Fadens sich anhäufen, während in der Mitte eine hellere Partie erscheint. Bei der späteren starken Kontraktion zu den definitiven Chromosomen der ersten Reifungsteilung geht diese Ansammlung noch weiter

vor sich, so daß man in besonderen Fällen zwei Kugeln und einen hellen Querspalt zwischen denselben zu erblicken glaubt. Bei schwächerer Vergrößerung hat man dann häufig den Eindruck von vier Kugeln, die dann das ganze Chromosom darstellten, wie es auch Brauer beschreibt. Aber bei Benutzung starker Systeme (Zeiss. Obj. 1, 5 Oc. 12) erweist sich immer, daß je zwei Kugeln durch eine weniger färbbare Masse verbunden sind. Ich glaube daher hier zunächst von Doppelchromosomen sprechen zu können. Man könnte ja auch an die Möglichkeit denken, daß durch das Auftreten eines Querspaltes zunächst 24 zweiteilige Elemente entstehen, die dann durch Verklebung je zweier zweiteiliger wieder zwölf vierteilige Elemente lieferten. Ich habe aber auch keine Bilder gefunden, die eine solche Deutung zuließen. Es mag von Interesse sein, daß auch andre Untersucher in neueren Arbeiten zu ganz ähnlichen Resultaten gelangen. Es sei hier Lérat erwähnt, der in seiner Arbeit über die ersten Reifungsvorgänge bei *Cyclops strenuus* im Gegensatz zu früheren Untersuchern sich gegen das Vorkommen von vierteiligen Elementen aussprach und diese scheinbare Vierteiligkeit auf eine »condensation de la nucleine aux deux extremités de chaque chromosome-fille« zurückführt. Auch Kühn glaubt bei *Daphnia* »die gekrümmten, an den Enden verdickt erscheinenden Stäbchen nach ihrer Herkunft und ihrem Schicksal« nicht als Tetraden bezeichnen zu dürfen.

Diese Ausbildung der Chromosomen als kurze stäbchenförmige Doppelelemente erhält sich in der ganzen Folge bis zur ersten Richtungsspindel. Mit der Ausbildung der definitiven Chromosomen und dem Verschwinden der Fäden beobachtet man den Nucleolus nicht mehr. Man findet ihn noch kurz nach der Entwirrung des synaptischen Knäuels im Kern liegen. Über seinen Verbleib läßt sich nichts Sicheres ermitteln.

Fig. 23—32 zeigen die weitere Ausbildung der Oocyte und das Schicksal des Kerns und der Chromosomen während dieser Zeit. Fig. 24 stellt eine junge Oocyte dar, deren Eiplasma noch kaum angelegt ist, so daß das helle Keimbläschen die Hauptmasse der Eizelle ausmacht. In Fig. 25 beginnt die Oocyte durch Aufnahme von Nährmaterial zu wachsen, so daß das Plasma bei weitem den größten Teil des Eies beträgt, während der Kern als helles Bläschen am Rande sichtbar ist. Die Chromosomen haben sich, wie Fig. 26 zeigt, die den Kern in stärkerer Vergrößerung wiedergibt, in keinerlei Weise verändert. Die Oocyte wächst in der Folge immer weiter, während sich zahlreiche Nährzellen ihr anlegen und

zum Teil sich in das Eiplasma hineinpressen (Fig. 27). Die Aufnahme des Nährmaterials erfolgt in flüssiger Form, wie dies WEISMANN für Cladoceren beschrieb. Auf diesem Stadium beginnt sich auch geformter Dotter in dem Centrum des Eies und an derjenigen Seite der Eiperipherie anszubilden, der die meisten Nährzellen anliegen. Der Kern liegt als helles Bläschen an der Wandung, von ihr nur durch einige Plasmastränge getrennt. Eine Veränderung der Chromosomen war nicht festzustellen. Eine bestimmte Orientierung des Kerns, derart, daß er in der Nähe der meisten Nährzellen zu liegen kam, wurde in den meisten Fällen beobachtet. Das fertig ausgebildete Ei ist dicht mit Dotterkugeln erfüllt, die aus einer hellen, häufig mit einer Vacuole versehenen Kugel bestehen. Das Eiplasma erhält sich nur am Rand und in einigen Strängen innerhalb des Eies, in das die Dotterkugeln eingebettet erscheinen. In größerer Ausdehnung findet man es in der Nähe des Kerns, der als helles Bläschen erscheint. Die Chromosomen haben die alte Form beibehalten (Fig. 31, 32). Sie haben sich vielleicht noch etwas gegen die vorhergehenden Stadien verkürzt. Es ist auffallend, daß eine Veränderung derselben nicht eintritt, vielmehr diese immer ihre alte Gestalt beibehalten, vollständig unabhängig von der jeweiligen physiologischen Funktion der Zelle. Das Chromatin geht bei *Branchipus* nach der Synapsis keine Auflockerung mehr ein, wie dies bei vielen andern Autoren (SCHREINER, SCHLEIP, HÄCKER) beschrieben wird. Auffallend dagegen ist, daß das Chromatin der Nährzellen, wie noch später gezeigt werden wird, eine derartige Umwandlung in einen Ruhezustand aufweist.

Nachdem die Chromosomen sich zu den kurzen Stäbchen verkürzt haben, beginnen sie sich zur ersten Richtungsspindel anzuordnen. Diese Vorgänge verlaufen im Oviduct. Das helle Keimbläschen wird allmählich dunkler und dehnt sich in die Länge, während die Kernmembran zu verschwinden beginnt. Die Chromosomen, deren Längsspalt deutlich zu beobachten ist, ließen in den vorherigen Stadien noch keine bestimmte Lage erkennen. Jetzt beginnt eine Drehung der einzelnen Chromosomen derart, daß sich der Längsspalt in den Äquator der Spindel stellt (Fig. 40). Diese Drehung erfolgt ganz allmählich und läßt sich auf mehreren Bildern beobachten. Zu gleicher Zeit tritt die Form der Spindel deutlicher hervor (Fig. 41, 42). Einzelne Spindelfasern sieht man zunächst, die von den Polen nach der Äquatorialplatte ziehen. Die Spindel hat die Form einer Tonne. An ihren Polen ließen sich Centrosome nicht beobachten, desgleichen

ist von Polstrahlung oder helleren Höfen an den Polen nichts zu beobachten. Was die Lage der Spindel zur Eiachse selbst anbelangt, so liegt sie zunächst genau tangential. Es beginnt dann eine Drehung derselben, so daß sie einen mehr oder weniger großen Winkel mit der Eiachse bildet. Diese Drehung der Spindel bis zur radialen Lage muß aber durchaus nicht immer durchgeführt werden, sondern im Gegenteil wurde häufig die Trennung der Tochterplatten in tangentialer Lage beobachtet. Im Äquator der Spindel selbst liegen deutlich zwölf Doppelchromosomen. Daß in Fig. 42 nur elf eingezeichnet sind, dürfte wohl darin seinen Grund haben, daß eines von den übrigen verdeckt wird. Die Chromosomen liegen in der Spindel immer derart angeordnet, daß der Längsspalt genau im Äquator zu liegen kommt und jedes der beiden Teilchromosomen genau den Polen der Spindel zugewandt ist. Diese Verhältnisse lassen sich auch deutlich auf einem Bild erkennen, das die Äquatorialplatte in Polansicht wiedergibt (Fig. 43). Auch hier sind zwölf Doppelchromosomen zu beobachten. Die achromatischen Fasern treten im weiteren Verlauf immer mehr hervor, und mit dem Übertritt der Eier in den Uterus und dem Eindringen des Spermakerns und dessen Wanderung nach dem Centrum des Eies beginnen die Erscheinungen der Metaphase aufzutreten. Man sieht zunächst, daß je eine achromatische Faser an ein Teilchromosom herantritt. Die Doppelchromosomen werden dann unter dem Einfluß dieser Fasern derart zerteilt, daß die einzelnen Spalthälften nach den Polen wandern. Auf einer Polansicht einer Äquatorialplatte sehen wir auch demgemäß 24 kleinere nicht mehr längsgespaltene Chromosomen, deren jedes die Form und die Größe eines einzigen Elementes der vorigen bivalenten Chromosomen hat (Fig. 46). Die erste Richtungsteilung trennt die beiden Längshälften eines Chromosomes. Da es mir leider aus äußeren Umständen nicht möglich war, Tiere zu konservieren, die das Chromatin im Stadium der zweiten Richtungsspindel aufweisen, so muß ich vorerst darauf verzichten, anzugeben, ob die Reduktion in der ersten oder zweiten Richtungsteilung vollzogen wird. Ich hoffe, diese Entscheidung noch treffen zu können, wenn mir die nötigen Stadien zur Verfügung stehen. Auf die verschiedene Möglichkeit der Reduktion werde ich noch später zu sprechen kommen.

Differenzierung der Nährzellen.

Die Differenzierung der Ei- und Nährzellen und die verschiedene Ausbildung ihrer Kerne findet schon auf einem verhältnismäßig frühen

Stadium statt. Die Nährzellen und Eizellen lassen sich leicht schon bei schwachen Vergrößerungen voneinander unterscheiden. Während das Kernbläschen der Eizelle groß ist im Verhältnis zu dem Eiplasma und sich auch durch helle Färbung leicht auffinden läßt, zeigt der Kern der Nährzellen ein derartiges Verhalten nicht. Seine Masse wird bei weitem von der des Plasmas übertroffen. Die Nährzellen finden sich im Ovar in bedeutend größerer Zahl als die Eizellen, denen sie in gewissen Partien zugesondert zu sein scheinen. Ob eine bestimmte Zahl je einem Ei angehört, wie dies die Untersuchungen WEISMANNS bei Cladoceren festgestellt haben, ließ sich hier bei *Branchipus* nicht ermitteln, da eine bestimmte Lagerung der Nährzellen zur Eizelle nicht stattfindet. Der Kern der Nährzelle liegt gewöhnlich excentrisch im Plasma. Eine Differenzierung des Ei- und Nährzellenkerns ist schon früh zu beobachten. Am Ende der letzten Oogonienteilung beginnt das Chromatin der Nährzellen sich aus dem ruhenden Kern zu Fäden umzubilden, ähnlich denjenigen, die wir auch in der Eizelle gleichen Alters finden (Fig. 33). Die Fäden sind ebenso wie die der Oocyten aus Mikrosomen zusammengesetzt. Von einer Längsspaltung läßt sich nichts beobachten. Das Chromatin der Nährzellen scheint das Stadium der Synapsis nicht durchzumachen. Möglich könnte zwar immer erscheinen, daß auch die Fäden im Kern der Nährzelle sich einseitig im Kern zusammendrängen, und ohne einen dichten Knäuel zu bilden, wieder auseinanderweichen. Wahrscheinlich erscheint mir jedoch nicht, daß die Kerne der Nährzellen ein derartiges Stadium durchlaufen, da die Zahl dieser Stadien im Ovar eine zu geringe ist, man sich also nur sehr schwer vorstellen könnte, wie die zahlreichen Nährzellen auch dieses Stadium durchlaufen sollten. In den jungen Zellen findet sich immer ein mehr oder weniger großer intensiv gefärbter Nucleolus. Die nächste Umwandlung, die das Chromatin nun durchmacht, besteht in einer starken Längsstreckung der einzelnen Fäden, die im ganzen Kernbläschen zu bemerken ist und die den central gelegenen Nucleolus umkreisen (Fig. 34). Letzterer nimmt an Größe bedeutend zu. Das Chromatin streckt sich weiter, so daß bald ein fein verteiltes chromatisches Netzwerk den ganzen Kern durchzieht. In dasselbe erscheint der länglich oval werdende Nucleolus eingebettet. Die einzelnen Mikrosomen der Fäden werden undeutlicher, sie scheinen aufzuschwellen. Zu gleicher Zeit nimmt der Kern sowie die Zelle sehr an Größe zu, so daß derselbe immer angeschnitten wird, wodurch sich auch die vielen Enden der Fäden erklären (Fig. 35). In der

weiteren Entwicklung drängt sich das Chromatin mehr nach der Kernmembran, während das Centrum von dem an Größe zunehmenden Nucleolus eingenommen wird (Fig. 36). Derselbe bekommt unregelmäßige Form und zerfällt schließlich in mehrere voneinander gesonderte Partien, die sich auch in ihrer Färbbarkeit voneinander unterscheiden. Auf diesem Stadium hat die Zelle ihre größte Ausbildung erhalten und tritt nun mit der jungen wachsenden Eizelle in äußerst enge Verbindung (Fig. 37—39). Während das Plasma der Eizelle an Ausdehnung zunimmt und sich auch die ersten geformten Dotterkugeln in ihm zu zeigen beginnen, bleibt der Kern der Nährzelle immer auf demselben Stadium. Wie schon Brauer feststellte, ist der Konnex zwischen Ei und Nährzelle gerade auf diesem Stadium ein äußerst enger, derart, daß oft die Nährzelle vollständig in das Plasma der Eizelle hineingepreßt erscheint, um so die Aufnahme und Resorption ihres Plasmas durch das der Eizelle zu erleichtern. Nachdem dies geschehen, wird die Zelle aufgelöst und der Kern beginnt dann zu zerfallen. Bei vollständig ausgebildetem Ei, nach dessen Übertritt in den Oviduct, findet man keine Dotterzellen oder Kerne von solchen mehr. Sie sind vollständig resorbiert bzw. zugrunde gegangen.

Die Auflösung des Kerns erfolgt derart, daß zunächst das Chromatinnetz verschwindet, so daß nur noch die Nucleolen sichtbar sind. Dann zerfallen auch diese.

Degeneration von Oocyten.

Man findet in den unmittelbar auf die Synapsis folgenden Stadien mehrere, gewöhnlich fünf bis sechs Oocyten dicht aneinandergedrängt. Von diesen jungen Eizellen scheinen aber nicht sämtliche den ganzen Reifungsprozeß bis zur Ausbildung zur fertigen Eizelle durchzumachen, sondern nur ein Teil scheint heranzuwachsen, während einige zu degenerieren beginnen. Es ist dieser Prozeß wohl dadurch zu erklären, daß eine ziemliche Anzahl von Oocyten produziert wird, daß einem jeden Ei eine verhältnismäßig große Zahl von Nährzellen zugeordnet wird. Entwickelten sich nun alle Oocyten zu reifen Eiern, so wüchse die Zahl der Nährzellen und damit auch die Größe des Ovars unverhältnismäßig. Aus Raum- und Nahrungsmangel scheint daher ein Teil der Oocyten zu degenerieren. In den postsynaptischen Stadien findet man nun auch häufig diese Degenerationsprozesse. Das Plasma der Zelle scheint zunächst erhalten zu bleiben, während die Degenerationsprozesse im Kern beginnen. Zuerst sind die Chro-

mosomen weniger deutlich zu beobachten, sie beginnen nun ausgezackt zu werden und liegen nun als dunklere Brocken in dem hellen Kernbläschen. Der Degenerationsprozeß schreitet fort, so daß die Chromosomen vollständig zerfallen und im Kernraum zerstreut werden, der dadurch vollständig opak wird. Reste der ursprünglichen Chromosomen lassen sich immer noch als dunkle kompakte Massen nachweisen. Im weiteren Verlauf erscheinen Vacuolen im Kern, die an Größe und Zahl zunehmen, bis dieser allmählich vollständig zerfallen ist und auch der Plasmaleib verschwindet. Diese degenerierenden Nährzellen liegen neben den ausgebildeten Nährzellen den Eizellen an, so daß wohl auch sie zur Ernährung des Eies mit beitragen.

Die ersten embryonalen Teilungsfolgen.

Nach der Abschnürung des zweiten Richtungskörpers beginnt der Eikern seine Wanderung nach dem Centrum des Eies, wohin der Spermakern schon eingedrungen ist. Man findet häufig denselben Kern schon im Centrum des Eies gelegen, während noch die Chromosomen auf dem Stadium der ersten Richtungsspindel beharren. Mit der Wanderung des Eikerns nach dem Centrum des Eies findet zu gleicher Zeit eine Umwandlung des Chromatins statt, die bei dem Spermakern schon früher eingetreten ist. Der Kern umgibt sich mit einer Membran, während die Chromosomen ihre Stäbchenform verlieren und zu einem Fadengerüst sich umwandeln. Dasselbe läßt den Aufbau aus den einzelnen Chromosomen ebensowenig erkennen, wie dies im Ruhezustand der Oogonien möglich war. So kommen beide Kerne im Centrum des Eies nebeneinander zu liegen und es erfolgt hier wieder die Ausbildung der Chromosomen zu denjenigen der ersten Furchungsspindel. Die dünnen Fäden, die sich zunächst aus dem ruhenden Kern herausdifferenzieren, beginnen sich zu kontrahieren und an Intensität der Färbung zuzunehmen. Ihre Zahl beträgt sowohl im männlichen wie weiblichen Vorkern je zwölf (Fig. 48). Eine Vereinigung der Kerne und Chromosomen findet nicht statt, sondern jeder Kern wandelt sich unabhängig von dem andern vollständig selbständig in eine Spindel um, so daß man auf einem der folgenden Stadien im centralen Dotter zwei Spindeln findet, die nebeneinander gelegen sind und in ihrem Äquator je zwölf Chromosomen noch unregelmäßig verteilt aufweisen (Fig. 50, 49). An den einzelnen Chromosomen ist ein Längsspalt nachzuweisen. Sie ordnen sich dann in jeder Äquatorialplatte derart an, daß je eine Hälfte

derselben nach den Polen gewendet ist, während der Längsspalt im Äquator liegt. Jedes der durch den Längsspalt gebildeten Teilchromosomen wird dann auf die Tochterplatten verteilt. In der zweiten Furchungsspindel lassen sich die väterlichen und mütterlichen Chromosomen nicht mehr unterscheiden. Auch ist von einer Trennung der Spindeln bei der zweiten Furchung nichts mehr zu beobachten. An den Polen der Spindeln lassen sich zwei Centrosome mit Polstrahlung nachweisen (Fig. 51). Es sei hier nur kurz noch darauf hingewiesen, daß auch Häcker bei *Dioptomus* und *Cyclops* eine Autonomie der Kernhälften während der ersten Furchungsstadien beschreibt, daß dieser Vorgang auch von mehreren andern Autoren in neueren Untersuchungen erwähnt wird. Auf die weiteren Entwicklungsstadien des Eies, die Brauer beschreibt, gehe ich hier nicht weiter ein.

2. Artemia salina.

Das Ovar.

Der weibliche Genitalapparat von *Artemia* besteht genau wie der von *Branchipus* aus dem paarigen Ovarium zu beiden Seiten des Darms, den paarigen Oviducten und dem unpaaren Uterus und Scheide. Der einzige Unterschied von *Branchipus* besteht darin, daß von einem Zellpolster am Ausgange der Oviducte in den Uterus bei *Artemia* nichts zu beobachten ist. Auf die näheren Lagebeziehungen der Eier im Ovar und Oviduct gehe ich hier nicht weiter ein, da diese Verhältnisse im wesentlichen genau die gleichen wie die bei *Branchipus* beschriebenen sind.

Das Chromatin in den somatischen Zellen.

Die Zahl der Chromosomen in den somatischen Zellen von *Artemia* läßt sich nicht mit derartiger Sicherheit ermitteln wie bei *Branchipus*, da die Chromosomen hier viel kleiner als bei diesem sind. Immerhin erkennt man auf einem Schnitt einer kurz vor der Teilung stehenden Darmepithelzelle, daß ungefähr 70—90 stäbchenförmige Chromosomen vorliegen. Eine genauere Feststellung der Zahl und Form ist unmöglich.

Oogonien.

Der Kern der Oogonien von *Artemia* hat im Ruhezustand länglich ovale Form, an Größe nicht viel von dem gleichnamigen von *Branchipus* verschieden. Das Chromatin findet man als fein ver-

teiltes Liningerüst mit zahlreichen kleinen Chromatinkörnchen, deren Bau im einzelnen nicht näher beschrieben werden kann. In den Maschen des Netzes liegt ein kleiner Nucleolus von geringer Farbintensität. Eine Kernmembran ist vorhanden. Aus diesem Gerüst bilden sich zunächst dickere Fäden heraus, die ebenso wie die ursprünglicheren aus einer Grundsubstanz und Chromatinkörpern bestehen (Fig. 53). Die einzelnen Chromatinbrocken haben an Größe zugenommen. Der Nucleolus ist noch vorhanden. Die Fäden des Gerüstes wandeln sich dann zu den Chromosomen der Teilung um. Es sind dies kurze Stäbchen, ähnlich denen, wie man sie bei *Branchipus* auffand. Sie ordnen sich zur Äquatorialplatte an, woselbst sie so dichtgedrängt liegen, daß in Seitenansicht ein nicht weiter entwirrbarer Knäuel vorhanden ist (Fig. 54). Nach den Polen der Spindel ziehen zahlreiche achromatische Fasern. An diesen sieht man zwei kleine Centrosome ohne Polstrahlung und hellen Hof. In einer Polansicht einer Äquatorialplatte ist die Zahl und auch die Form der Chromosomen mit größerer Bestimmtheit anzugeben. Fig. 55 a, b zeigen eine solche Äquatorialplatte. Man findet in diesen Bildern meistens 80—90 Chromosomen, so daß man wohl berechtigt ist anzunehmen, daß die Zahl der Chromosomen 84 beträgt, also mit der der Chromosomen in den Oocyten und den Reifungsteilungen übereinstimmt. Man bemerkt ferner, daß diese Chromosomen längsgespalten sind, und in der Anaphase der Teilung werden die einzelnen Spalthälften auf die Tochterplatten verteilt. Zwischen ihnen sind die achromatischen Fasern noch längere Zeit zu beobachten (Fig. 56). Die Zelle schnürt sich durch, der Kern geht dann in das Ruhestadium über, aus dem die Chromosomen der folgenden Oocytengeneration entstehen.

Oocyten.

In den Kernen der jüngsten Oocyten findet man dünne Fäden, die in einem Liningerüst noch Chromatinkügelchen suspendiert aufweisen. Die Zellen unterscheiden sich von den ähnlichen jungen Oogonienzellen durch größere Ausdehnung des Zellplasmas, dann aber auch durch das Fehlen des Nucleolus, der in den späteren Stadien nicht mehr zur Beobachtung kam. Der Zellkern wächst ebenso wie die Zelle, während zugleich die dünnen Fäden deutlicher isoliert erscheinen, da eine Kontraktion derselben eingetreten ist (Fig. 57). An einzelnen dieser Fäden sieht man zum ersten Male das Auftreten eines jetzt allerdings noch undeutlichen Längsspaltes.

Während die Größenzunahme des Kerns und der Zelle stetig fortschreitet, geht auch die Kontraktion der Kernfäden weiter, zugleich verschwindet der Aufbau aus einzelnen Mikrosomen, der auf dem vorhergehenden Stadium noch sichtbar war. Mit der stärkeren Kontraktion der Fäden wird nun auch der Längsspalt deutlicher, sodaß es nicht mehr zweifelhaft sein kann, daß man hier eine Ausbildung der Chromosomen vor sich hat, ähnlich den »dicken Fäden« von *Branchipus*. (Fig. 58—59.) Mit absoluter Sicherheit läßt sich die Zahl der kontrahierten längsgespaltenen Fäden nicht feststellen, da ja häufig ein Faden verdeckt werden oder bei seiner relativen Länge vom Schnittmesser zerteilt werden kann. Immerhin kann man jedoch mit genügender Sicherheit konstatieren, daß die Zahl dieser Fäden ungefähr 84 entspricht, also übereinstimmt mit der der Chromosomen in den Oogonien und den älteren Oocyten. Es findet also, im Gegensatz zu *Branchipus*, eine Zahlenverminderung derselben bei *Artemia* nicht statt. Bei *Branchipus* fand man ferner in den diesbezüglichen Stadien eine Zusammendrängung der Chromatinfäden einseitig im Kern, ein Vorgang, den wir der »Synapsis« gleichsetzten. Von einer solch einseitigen Zusammendrängung im Kern ist bei *Artemia* nichts zu beobachten. Wir haben also bei *Artemia* keine Synapsis.

Die längsgespaltenen Fäden verlaufen vollständig regellos im Kern. Die Kontraktion derselben schreitet in der Folge weiter, so daß aus den 84 Fäden 84 kurze stäbchenförmige Chromosomen entstehen, die einen deutlichen Längsspalt (Fig. 60—63) aufweisen. Brauer gibt in seiner Arbeit an: »ein jedes Chromosom setzt sich aus vier Teilen zusammen, die so einer quadratischen Grundfläche eingeordnet sind, daß ein jeder die Ecke derselben einnimmt. Da jeder die Form eines sehr kurzen Stäbchens mit rundem Querschnitt hat, so sieht man bei einer Polansicht vier Kugeln, welche dicht aneinanderstoßen, nur durch einen schmalen Spalt, der mit einer nur wenig färbbaren Kittmasse angefüllt ist, getrennt sind, und zwischen welchen in der Mitte ein sternförmiger Lumen erkennbar ist. Hat man von dem Chromosom eine Seitenansicht vor sich, so erblickt man statt vier Kugeln zwei Stäbchen, die allerdings kaum diese Bezeichnung verdienen, weil ihre Länge nur sehr wenig ihre Dicke übertrifft«. Ich habe diese vier Kugeln, die, wie bei *Branchipus*, durch eine doppelte Längsspaltung entstehen, hier nicht beobachten können, sondern fand hier wie dort nur einen einzigen Längsspalt und dadurch zwei Teilelemente, die genau die gleiche

Zusammensetzung wie bei *Branchipus* aufwiesen. Meine dort genauer auseinandergesetzte Ansicht über den Aufbau der Teilchromosomen gilt also genau auch für *Artemia*. Auch hier wie bei *Branchipus* ist in der Entwicklung von einem zweiten auftretenden Längsspalt keine Andeutung vorhanden. Als Chromosomen der Reifungsteilung resultieren also 84 längsgespaltene Chromosomen. Während dieser Umwandlung und Ausbildung hat die Größe der Zelle weiterhin bedeutend zugenommen und auch das Kernbläschen ist gewachsen, so daß die fertigen Chromosomen jetzt deutlich im hellen Kern wohl voneinander getrennt erscheinen. Eine (Fig. 64–65) bestimmte Zahl der Chromosomen ist jetzt auch mit Sicherheit anzugeben, es finden sich immer 84, wie dies schon Brauer angab.

Die Oocyte nimmt an Größe weiter zu, während zahlreiche Nährzellen sie umgeben. Eine genauere Zahl der letzteren festzustellen, ist ebenfalls wie bei *Branchipus* unmöglich. Der Dotter wird in flüssiger Form aufgenommen, von einer Resorption der totalen Nährzellen durch die Eizelle wurde nichts beobachtet. Die Form der Dotterkörner ist dieselbe wie die bei *Branchipus* beschriebene, länglich oval, häufig mit hellerem excentrischen Fleck. Ihre Größe ist jedoch geringer wie die dort gefundene. Die Dotterkörner liegen zunächst vereinzelt im Eiplasma, in der Nähe des Kerns und an der Peripherie, dann nimmt ihre Masse derart zu, daß bald das Eiplasma verschwindet, so daß nur noch ein dünner Strich in der Nähe des Kerns und dem Rande der Zellen sichtbar ist. In dieser Ausbildung, völlig herangewachsen, treten die Eizellen aus dem Ovar in die Oviducte über, woselbst dann die weiteren Entwicklungsstadien bis zum Übertritt in den Uterus durchlaufen werden. Das Kernbläschen liegt gewöhnlich excentrisch im Ei, in der Nähe der Peripherie.

Reifungsphasen.

Nach vollständiger Ausbildung des Eies tritt dasselbe vom Ovar in den Oviduct über, woselbst dann die Anordnung der Chromosomen zur Richtungsspindel erfolgt. Das Kernbläschen rückt vollständig nach der Peripherie des Eies, von dieser durch eine dünne Lage des Eiplasmas getrennt. Die Chromosomen treten zur Bildung der Äquatorialplatte zusammen. An den Polen bilden sich zwei helle Sphären aus, die durch ihre Größe auffallen (Fig. 66). Ich fand dieselben bei fast allen untersuchten Eiern. Ein Centrum in diesen Sphären, das einem Centriol entsprechen würde, konnte ich nicht

finden. Von ihnen gehen dann zahlreiche achromatische Fasern nach der Äquatorialplatte, woselbst sie an jedem Chromosom zu enden scheinen. Über das Verhalten der Sphären bei der Reifungsteilung liegen die Angaben PETRUNKEWITSCHS vor. Nach diesem Untersucher liegt neben dem Kernbläschen ein Centrosom, das sich aber im weiteren Verlauf von dem Kern loslöst, um nach dem Centrum des Eies zu wandern, während die Chromosomen zur Äquatorialplatte zusammentreten. Ich habe das Vorhandensein von deutlichen Centrosomen neben dem Kernbläschen nie einwandsfrei beobachten können, will aber die Möglichkeit ihres Vorkommens nicht bestreiten. Auch eine Wanderung der Centrosome bzw. der Sphären nach dem Centrum des Eies habe ich nicht gesehen. Meine Bilder stimmen im allgemeinen mit dem überein, das PETRUNKEWITSCH in seiner Fig. 4 wiedergibt. An den Polen liegen die Sphären, die jener Autor für umgewandelte Centrosome betrachtet. Ob dem so sei, ob hier eine pathologische Erscheinung vorliegt, oder dies die normalen Centrosome sind, kann ich nicht entscheiden. Die erste Richtungsspindel zeigt die Chromosomen im Äquator angeordnet. Auf einer Seitenansicht läßt sich naturgemäß die ganze Zahl der Chromosomen nicht feststellen, daher auch auf diesen Bildern immer nur ein Teil der Chromosomen eingezeichnet ist (Fig. 66). Bei Polansicht der Äquatorialplatte ersieht man aber, daß 84 Chromosomen vorliegen, die in Form und Größe genau denen entsprechen, die schon im Keimbläschen der jüngeren Oocyten beobachtet wurden (Fig. 68). Die Chromosomen stellen sich derart ein, daß der Längsspalt genau in den Äquator der Spindel zu liegen kommt, die Teilhälften der Chromosomen nach den Polen der Spindel orientiert sind. Es findet nun eine Drehung der ganzen Spindel statt, derart, daß dieselbe, die zunächst tangential lag, in die radiale Lage sich einstellt (Fig. 67). Dieser Prozeß scheint mit viel größerer Genauigkeit durchgeführt zu werden als bei *Branchipus*. Denn während dort die Trennung der Chromosomenhälften in der tangentialen Lage beobachtet wurde, scheint dieser Vorgang bei *Artemia* nur radial einzutreten, wenn die Drehung der Spindel vollzogen ist. Nach der Einordnung in diese Lage beginnt die Verteilung der Chromosomen auf die beiden Tochterplatten. Jedes Chromosom wird in seine zwei Spalthälften zerlegt, deren jede nach den Polen der Spindel gezogen wird. Auch in diesem Stadium ist an den Polen noch der helle Hof zu beobachten, wenn er auch an Größe abgenommen hat (Fig. 69). Da in der Richtungsteilung eine Trennung der beiden durch einen

Längsspalt entstandenen Chromosomenhälften vollzogen wird, so verläuft die Reifungsteilung nach dem Modus der Äquationsteilung.

Brauer beschreibt in seiner Bearbeitung der Reifungsvorgänge von *Artemia* noch einen zweiten Modus der Reifung mit Bildung eines zweiten Richtungskörpers, der dann wieder in das Ei einbezogen wird. Ich habe diese Ausbildung eines zweiten Richtungskörpers auf meinen Präparaten nicht finden können, kann daher über diese Möglichkeit mich nicht äußern.

Nährzellen.

Was die äußere Form und Zahl der Nährzellen bei *Artemia* anbelangt, so stimmt diese im wesentlichen mit dem überein, was ich für *Branchipus* angab. Auch die Entwicklung des Chromatins im Kern ist eine ganz ähnliche. In den jüngsten Nährzellen findet man ein feines Liningerüst, in das zahlreiche Chromatinkörner eingebettet sind (Fig. 72, 73). In den Maschen dieses Netzes liegen zunächst einige kleine Nucleoli, die sich von denen des betreffenden Stadiums bei *Branchipus* durch ihre geringe Färbbarkeit unterscheiden. Denn während dort stark tingierte Nucleoli zu finden waren, liegen hier nur kleine helle, kaum sichtbare Bläschen vor. Der Kern nimmt an Größe zu, zugleich wird das Gerüst mit dem eingebetteten Chromatin dichter, bis endlich im ausgebildeten Kern ein derart dichtes Gerüstwerk vorliegt, daß eine Unterscheidung der einzelnen Fäden unmöglich ist. In diesem (Fig. 74) dichten Gerüst liegen zahlreiche helle Bläschen, die Nucleoli, eingelagert, die an Zahl im Vergleich zu den jüngsten Zellen zugenommen haben. Die Resorption der Nährzellen geschieht in gleicher Weise wie bei *Branchipus*, d. h. in flüssiger Form. Zunächst verschwindet das Plasma der Zelle, dann auch der Zellkern, so daß dann die ganze Nährzelle von der Eizelle aufgenommen ist. Dem fertig ausgebildeten Ei bei seiner Lagerung in den Oviducten liegen keine Nährzellen mehr an.

Degenerierende Zellen.

Ebenso wie bei *Branchipus* treten auch bei *Artemia* in ziemlich frühen Entwicklungsstadien Degenerationsprozesse auf, die im wesentlichen mit denen übereinstimmen, die bei jenen beschrieben wurden. Zunächst sieht man Vacuolen im Plasma, denen solche im Kern folgen. Dieselben nehmen an Größe zu, bis Kern und Zelle in einzelne Partien zerfallen.

Die Ursache dieses Degenerationsprozesses dürfte wohl in allzu großer Eiproduktion und dadurch bedingtem Nahrungsmangel beruhen. Die zerfallenden Zellen scheinen bei *Artemia* nicht weiter zur Ernährung der umliegenden Eizellen verwendet zu werden.

Die ersten embryonalen Teilungen.

Auf das Verhalten des Chromatins im Kern der unmittelbar auf die Reifung folgenden Stadien gehe ich hier nicht wieder ein, will nur noch kurz die Form und Zahl der Chromosomen in einem der früheren embryonalen Kerne feststellen. Mitosen eignen sich hierfür weniger, da sie wegen allzu geringer Größe und zahlreicher Chromosomen wenig übersichtliche Bilder geben. Es wurde deshalb ein Kern gewählt, der unmittelbar vor der Teilung stand und die Chromosomen schon gebildet hatte. Es ließen sich mit Sicherheit 82 Chromosomen feststellen, eine Zahl, die also der in den Oogonien und Oocyten entspricht. Sie hatten die Form kurzer Stäbchen, die häufig gebogen waren. (Fig. 70—71.) Das Chromatin war in den Enden angehäuft, während die Mitte der Chromosomen weniger gefärbt ist. Sie entsprechen also in ihrem Bau genau denen der Oogonien. Der Verlauf der Teilungen charakterisiert dieselben als Äquationsteilungen.

Zusammenfassung.

In den somatischen Zellen von *Branchipus* findet man 24, in denen der parthenogenetischen Generationen von *Artemia* 84 Chromosomen. Die Oogonien von *Branchipus* enthalten 24, die von *Artemia* 84 Chromosomen, die schon früh eine Längsspaltung aufweisen. Nach der Teilung einer Oogonie geht sowohl bei *Branchipus* wie auch bei *Artemia* der Kern in ein Ruhestadium über, aus dem sich dann die wachsenden Oocyten bilden. Aus diesem Ruhezustand sieht man sowohl bei *Artemia* wie bei *Branchipus* lange dünne Fäden entstehen, die im Kern unregelmäßig verteilt sind und zunächst keine Längsspaltung erkennen lassen. Bei *Branchipus* ordnen sich diese Fäden einseitig im Kernbläschen zusammen, treten in das Stadium der Synapsis ein. Aus ihr differenzieren sich zwölf längsgespaltene dickere Fäden heraus. Die Zahl der früheren dünnen Fäden war genauer nicht zu ermitteln. Der Nucleolus liegt während der Synapsis außerhalb der Kontraktion. Eine bestimmte Orientierung der Fäden in Beziehung zu ihm war nicht erkenntlich. Jedoch zeigte sich manchmal ein paralleler Verlauf einiger Fäden.

Bei *Artemia* war eine derartige einseitige Kontraktion des Chromatins im Kern nicht nachweisbar, vielmehr zogen die dünnen, nicht längsgespaltenen Fäden zunächst ganz unregelmäßig im Kern umher, verkürzten sich dann, und zu gleicher Zeit war in allen ein Längsspalt aufgetreten. Die Zahl dieser Fäden beträgt annähernd 84. Der Nucleolus ist schon auf einem Stadium mit dünnen Fäden nicht mehr beobachtet worden. Das Auftreten eines zweiten Längsspaltes in jeder der Teilhälften der Fäden und dadurch entstehender Vierteiligkeit der Elemente wurde weder bei *Branchipus* noch bei *Artemia* gefunden. Die dicken längsgespaltenen Fäden verkürzen sich zu längsgespaltenen Stäbchen. Jedes durch den Längsspalt entstehende Teilstäbchen zeigt das Chromatin in den Enden angehäuft, während in der Mitte eine weniger gefärbte Zone liegt. Es sind dies die definitiven Chromosomen der Reifungsteilung. Ihre Zahl beträgt bei *Artemia* 84, bei *Branchipus* 12. Eine Auflockerung der Chromosomen zu Fäden vor den Reifungsteilungen erfolgt also weder bei *Artemia* noch bei *Branchipus*. Bei *Artemia* wurde nur eine Reifungsteilung und ein Richtungskörper beobachtet. In derselben werden die durch Längsspaltung entstandenen Teilhälften eines Chromosoms voneinander getrennt. Dieselbe ist also eine Äquationsteilung. Bei *Branchipus* konnte aus faunistischen Gründen bis jetzt nur eine Richtungsteilung verfolgt werden. In derselben werden die Teilhälften eines Chromosoms, die durch einen Längsspalt entstanden, voneinander getrennt. Es ist jedoch noch nicht mit Bestimmtheit möglich, zu entscheiden, ob Äquations- oder Reduktionsteilung in der ersten Richtungsteilung vorliegt.

Nach den Richtungsteilungen geht der weibliche Vorkern in ein Ruhestadium über und wandert nach dem Centrum des Eies, woselbst der eingetretene Spermakern ebenfalls in Ruhezustand zu liegen kommt. Beide Kerne wandeln sich unabhängig zu Spindeln um, in deren Äquator je zwölf Chromosomen sich vorfinden. In der zweiten Furchungsteilung ist diese Trennung des männlichen und weiblichen Chromatins nicht mehr erkenntlich. Bei *Artemia* geht der Kern ebenfalls in das Stadium der Ruhe über, aus dem dann 84 Chromosomen entstehen, die schon früh einen Längsspalt aufweisen. Die Ernährung der Eizellen von *Artemia* und *Branchipus* geschieht durch besonders differenzierte Zellen. Das Chromatin findet man hier in Form langer Fäden, die im Kernbläschen ohne besondere Anordnung verlaufen. Die Form der Nucleolen ist eine verschiedene. Bei *Branchipus* findet sich zunächst ein stark färb-

barer Nucleolus, der dann in mehrere zerfällt, während man bei *Artemia* in jungen Nährzellen viele helle Bläschen (Vacuolen) sieht, deren Zahl dann mit dem Wachstum der Zelle zunimmt. Bei *Artemia* wie auch bei *Branchipus* findet man degenerierende Oocyten, die vielleicht mit zur Ernährung der Eizelle dienen.

Allgemeiner Teil.

Bevor ich an der Hand der gewonnenen Resultate auf eine Beantwortung der in der Einleitung aufgeworfenen Frage nach Wesen und Form der Reduktion und Syndese übergehe, sei noch kurz auf die allgemeine Bedeutung der Chromosomenkontinuität sowie der Rolle des Nucleolus eingegangen.

Chromosomenindividualität.

Was die Erhaltung der Chromosomen anbelangt, so wird während des Verlaufes der embryonalen Teilungen, der Reifungsteilung und deren unmittelbaren Prophasen eine Kontinuität der einzelnen Chromosomen bei beiden Phyllopoden mit hinreichender Sicherheit erwiesen, insbesondere ist in der ganzen Wachstumsperiode der Oocyten ein unmittelbarer Übergang der einzelnen Chromosomen leicht festzustellen, da sowohl bei *Artemia* wie auch bei *Branchipus* eine Auflockerung der Chromosomen unmittelbar vor den Reifungsteilungen unterbleibt, vielmehr die Chromosomen am Ende der Wachstumsphase sich ohne weiteres in die Chromosomen der ersten Richtungsteilung umwandeln; eine Schwierigkeit der Beurteilung dieser Frage, die andre Beobachter zu berücksichtigen hatten, scheidet bei unsern Objekten dadurch vollständig aus. Es bleibt allerdings noch eine Stelle in der ganzen Entwicklung der Chromosomen übrig, woselbst eine direkte Beobachtung der Chromosomen nicht möglich war. Es ist dies die Umwandlung der Chromosomen der Anaphase einer Oongonienteilung in die der jungen wachsenden Oocyten. Eine direkte Beobachtung der Chromosomen war hier nicht möglich, vielmehr konnte nur festgestellt werden, daß die Stäbchen der Anaphase sich zu Fäden umwandeln, deren weiterer Verlauf und Schicksal während dieser Periode bis zur Ausbildung der dünnen Fäden in den wachsenden Oocyten nicht weiter zu verfolgen ist. Es soll daher auch hier zunächst nicht weiter auf die Frage eingegangen werden. Wie dem auch sein mag, meine Befunde, die vollständig mit den Angaben Brauers in diesem Punkte überein-

stimmen, zeigen einwandfrei, daß die Chromosomen während der Wachstumsperiode nicht immer zerfallen, wie dies R. FICK (1907) annimmt, indem er sagt, »daß hier von einer Chromosomenerhaltung im Wachstumsstadium keine Rede sein kann, ist jetzt wohl allgemein anerkannt«. (S. 109.) Ebensowenig findet ein Zerfall der Chromosomen während des Wachstums des Eies bei andern Objekten statt, ich erwähne hier die Untersuchungen von SCHLEIP bei der Oogenese und Spermatogenese von *Planaria*, SCHREINERS an *Enteroxenos* usw. und endlich SCHLEIP an *Cypris reptans* und *fuscatus*, der ausdrücklich erwähnt, »daß man in jeder Phase der Wachstumsperiode die aus ihnen hervorgegangenen Chromatinstränge erkennen kann, die sich wieder in die Chromosomen der Richtungsspindel umwandeln«. Ob in andern Fällen, wo ein Verschwinden der Chromosomen während des Wachstumsstadiums beobachtet wurde, dieser Vorgang nur scheinbar oder wirklich vollständig war, soll hier nicht untersucht werden. Bemerkenswert ist hier besonders, daß in einer Periode, wo die Chromosomen in keinerlei Beziehung zu den Vorgängen der Reduktion stehen, bei den verschiedenen untersuchten Arten dieselben das verschiedenste Verhalten zeigen.

Die Rolle des Nucleolus.

Es ist besonders auffallend, daß, wie in den älteren Oocyten, die Chromosomen vor der Reifeteilung keine Auflockerung erleiden, so auch der Nucleolus in diesen Stadien vollkommen verschwunden ist. Hierin stimmen meine Angaben mit denen BRAUERS überein. Anderseits finden die Nucleolen eine viel bessere Ausbildung in den Nährzellen, wo sie bei *Branchipus* durch ihre Masse in der ausgewachsenen Zelle das Chromatin bis zu einem gewissen Grade verdrängen. Aus einem kleinen ovalen Körper ist er bei diesem zunächst zu einem zackigen größeren Gebilde, das dann in mehrere Teilstücke zerfiel, angewachsen. Bei *Artemia* haben sich die hellen bläschenförmigen Nucleolen in der fertigen Nährzelle stark vermehrt. Ein derartiges Verhalten dürfte wohl vollständig die Theorie HÄCKERS bestätigen, der die Nucleolen als ein Produkt des Stoffwechsels ansah. Anderseits wurde nämlich niemals eine Beziehung zwischen Nucleolen und Chromatin beobachtet.

Das Reduktionsproblem.

Welche Unterschiede ergibt nun eine Vergleichung der entsprechenden Stadien bei *Branchipus* und *Artemia* inbezug auf die

Vorstadien der Eireifung? Bei *Artemia* fanden wir in den Oogonien, somatischen Zellen, Oocyten und im reifen Ei überall 84 Chromosomen, eine Reduktion findet also bei *Artemia* demnach nicht statt, während bei *Branchipus* in den somatischen Zellen und Oogonien die Zahl 24 beträgt, aber in den übrigen Zellen eine Verminderung der Zahl auf 12 eintritt. Bei beiden Phyllopoden entwickeln sich aus dem ruhenden Kern, der das Chromatin als Gerüstwerk aufweist, zunächst dünne, wohl voneinander getrennte Fäden. Während bei *Branchipus* die Chromosomen in den früheren Stadien noch keine Längsspaltung zeigen, findet man bei *Artemia* schon früh einen solchen. Die zunächst entstehenden Fäden von *Branchipus* sind relativ dünner als die von *Artemia* und zeigen ebenso wie dort einen feineren Aufbau. Während bei *Branchipus* mit Bestimmtheit anzugeben ist, daß von einem Längsspalt noch nichts zu beobachten ist, ist dies für die gleichen Stadien von *Artemia* nicht möglich. Eine Feststellung der genauen Zahl war sowohl bei *Artemia* wie bei *Branchipus* in dieser Ausbildung unmöglich, sie ist jedoch bei *Artemia* bedeutend größer wie bei *Branchipus*. Bei letzterem findet alsdann eine allmähliche Zusammendrängung dieser Fäden statt, die in der Synapsis ihren Höhepunkt erreicht. Während der früheren präsynaptischen Stadien fand man zu mehreren Malen einen annähernd parallelen Verlauf einzelner dünner Fäden. In den auf die Synapsis folgenden Stadien sieht man neben diesen dünnen Fäden nun dicke, ungefähr doppelt so starke Fäden, die einen Längsspalt haben. Von einem solchen Vorgang einer einseitigen Kontraktion, einer Synapsis, ist bei *Artemia* nichts zu beobachten, vielmehr verlaufen dort die Fäden unregelmäßig im Kern, bis in ihnen der Längsspalt immer mehr hervortritt. Als Resultat beider Vorgänge erscheinen also sowohl bei *Artemia* wie bei *Branchipus* einfach längsgespaltene Fäden. Die weiteren Prozesse verlaufen bei beiden Phyllopoden nun in genau gleicher Weise, sie bestehen in einer Verkürzung der Fäden zu kurzen einfach längsgespaltenen Stäbchen. Von Tetraden kann man in keinem der beiden Fälle sprechen. Diese Stäbchen ordnen sich zur Äquationalplatte der ersten Richtungsspindel an, derart, daß der Längsspalt in den Äquator der Spindel zu liegen kommt. Bei *Artemia* wie bei *Branchipus* kommt es in der ersten Richtungsteilung zu einer Trennung der Chromosomenhälften. Bei *Artemia* liegt nur eine Richtungsteilung vor, sie ist eine Äquationsteilung, während bei *Branchipus* eine solche Entscheidung nicht möglich ist, da die zweite Richtungsteilung noch nicht zur Beobachtung

kam. Was also die vorbereitenden Stadien bei beiden Phyllopoden besonders unterscheidet, ist das vollständige Fehlen einer einseitigen Kontraktion der dünnen Fäden bei *Artemia* sowie das verhältnismäßig frühe Auftreten eines Längsspaltes in den dünnen Fäden bei letzteren, ohne daß eine Vereinigung zweier dünner Fäden zu einem dicken Faden zu beobachten war. Zu welchen Schlüssen gelangt man nun an der Hand dieser Vergleichung der Chromosomenentwicklung bei einer sexuellen und parthenogenetischen Art? Bei *Artemia* entstanden die längsgespaltenen dicken Fäden, die den gleichen bei *Branchipus* entsprechen, durch das Auftreten eines Längsspaltes, der verhältnismäßig früh erscheint. Von einer Vereinigung zweier Fäden wurde hier nie etwas beobachtet. Bei *Branchipus* dagegen sahen wir zunächst dünne Fäden, die keinerlei Längsspalt aufwiesen, sich dagegen in den präsynaptischen Stadien einander näherten, und wie ich dies mit einiger Sicherheit wohl annehmen kann, mit einander paarweise verschmolzen. Diese Verschmelzung wird dann in der Synapsis erhalten, vielleicht noch erhöht, so daß in den postsynaptischen Stadien die dicken Fäden entstehen, deren Längsspalt noch auf die Zusammensetzung aus zwei Einzelfäden hinweist. In den postsynaptischen Stadien sieht man auch immer noch dünne Fäden, deren Verschmelzung zu dicken Fäden noch nicht vollständig vollzogen ist (Fig. 18). Die resultierenden dicken Fäden, die im ausgebildeten Zustand völlig denen von *Artemia* gleichen, haben also eine völlig geschiedene Entstehungsweise. Bei *Artemia* entstehen sie durch einfache Längsspaltung, bei *Branchipus* dagegen durch Syndese aus zwei Einzelchromosomen. Allerdings muß auch hier wieder zugegeben werden, daß auch für diesen Schluß kein zwingender Beweis vorliegt, aber die Vergleichung beider Chromosomenentwicklungen ließ mir nur diese Deutung übrig. Was nun die Bedeutung der Synapsis, die wir bei *Branchipus* fanden, für eine Beziehung zu der Syndese hat, so bin ich geneigt, ihre Bedeutung für diesen Prozeß nicht derart hoch anzuschlagen, wie dies manche andre Beobachter tun. Allerdings sprechen ja die Befunde an unserm Objekt allein genommen für eine solche, aber eine Vergleichung mit den Untersuchungen andrer Autoren, so besonders Woltereck und Schleips an dem parthenogenetischen Ostracodenei, lassen doch eine Deutung der Synapsis zu, die unabhängig von der Syndese zweier Chromosomen sein muß. Abgesehen von dem Fehlen einer zweiten Reifungsteilung verlaufen die ganzen Wachstums- und weiteren Prozesse in dem parthenogenetischen Ei, in denen das Synapsisstadium

fehlt, genau wie in dem befruchtungsbedürftigen Ei, dem ein Synapsisstadium zukommt. — Wie verläuft nun die Syndesc bei *Branchipus*? Im wesentlichen stehen sich in dieser Beziehung zwei Ansichten gegenüber. Nach der ersten, für die die Untersuchungen von HÄCKER und RÜCKERT an Copepoden, MONTGOMERY an Insekten, GOLDSCHMIDT usw. sprechen, soll die Syndese derart stattfinden, daß die Einzelchromosomen sich je mit ihren Enden vereinen. Dann tritt ein Längsspalt, der schon vorher vorhanden war, wieder deutlicher auf, und durch Verdichtung und durch Verkürzung dieser längsgespaltenen Fäden entstehen die bivalenten Elemente, welche in die erste Reifungsteilung eintreten. Die zweite Teilung ist dann die Reduktionsteilung. Dieser Auslegung der Befunde zugunsten einer »conjugation end to end« stehen in neuerer Zeit Untersuchungen gegenüber, die für eine Längskonjugation zweier Chromosomen zu sprechen scheinen. Es sind hier die Arbeiten von WINIWARTER zu erwähnen, der die Oogenese des Menschen und Kaninchens untersuchte, ferner die MARÉCHALS am Ei der Selachier, Teleostier und des *Amphioxus*. Ferner die schon früher erwähnte Untersuchung von LÉRAT an der Spermatogenese von *Cyclops*, eine Arbeit, die ihn in Gegensatz zu den früheren Untersuchungen stellte. Endlich gehören hierher die zahlreichen eingehenden Untersuchungen von A. und K. E. SCHREINER bei *Myxine*, *Tomopteris* usw. sowie diejenigen von SCHLEIP an der Oogenese und Spermatogenese von Planarien. Alle diese Autoren fanden, daß die Bildung der Doppelfäden der Synapsis durch Nebeneinanderlagerung je zweier dünner Einzelfäden stattfindet, daß schließlich durch Verkürzung und Verdichtung der Einzelfäden die Doppelstäbchen und Ringfiguren der ersten Richtungsteilung auftreten. In der ersten Teilung werden dann die Einzelchromosomen voneinander geschieden. Die Reduktion verläuft also nach dem Präreduktionsmodus. Während der Anaphase tritt dann eine Längsspaltung zutage. Diese Ansicht wird auch weiterhin von Autoren (SRASSBURGER, OVERTON) auf botanischem Gebiete bestätigt. Für welche von beiden Ansichten sprechen nun die Untersuchungen an *Branchipus*? In den früheren präsynaptischen Stadien fanden wir dünne Fäden, die aus dem ruhenden Kern entstanden. Ein Einzelfaden wurde niemals beobachtet, desgleichen sah ich nie etwas in diesen früheren Stadien von einem auftretenden Längsspalt, dessen Fehlen in dieser Periode ja eben gerade den Unterschied zwischen ihnen und den Fäden gleicher Phase bei *Artemia* ausmachte. Weiter wurden weder in der Synapsis noch unmittelbar vorher Bilder be-

merkt, die für eine endweise Verbindung zweier Einzelfäden sprachen. Die Fäden verliefen zunächst völlig unregelmäßig, dann aber zeigten sie mehr eine Neigung zu parallelem Verlauf. Was die Teilungen selbst anbelangt, so kann ich mich zunächst noch nicht darüber äußern. Alle Punkte zusammengefaßt, scheint mir vorerst keinerlei Anhalt geboten, bei *Branchipus* eine endweise Vereinigung zweier Chromosomen zu einem Gamosom anzunehmen. Wenn nun auch umgekehrt gleich zu Anfang betont werden soll, daß die Schlußfolgerungen zugunsten einer Längskonjugation zum Teil auf Deutung beruhen, so scheint mir dennoch meine Untersuchung mehr für einen derartigen Prozeß zu sprechen. Wenn ich nun zunächst auch nicht, aus schon erwähnten Gründen, die Zahl der dünnen Fäden in den präsynaptischen Stadien feststellen konnte, so ist doch anzunehmen, daß sie noch nicht in pseudoreduzierter Zahl vorliegen. Sie zeigen nun, wie dies auch schon bemerkt wurde, die Tendenz, sich gegenseitig im Kern anzusammeln, wie dies Fig. 15 zeigt, und während dieser Zeit sieht man häufig einen parallelen Verlauf eines mehr oder minder großen Teiles dieser Einzelfäden, der wohl kaum auf Zufall beruhen dürfte. Während des nun folgenden synaptischen Knäuels sieht man auch, soweit dies uns noch möglich ist, einen parallelen Verlauf mehrerer Fäden (Fig. 16). In dem folgenden Stadium ist dann eine Unterscheidung nicht mehr möglich, aber wenn der synaptische Knäuel sich auflöst, sieht man wieder außer den dicken längsgespaltenen Fäden noch dünne, zum Teil noch parallel verlaufen. Es sind noch nicht konjugierte Einzelfäden (Fig. 18). Diese Teilfäden der sich loslösenden dicken Fäden haben zunächst genau die gleiche Dicke wie die dünnen präsynaptischen, und die ganzen postynaptischen Fäden sind schätzungsweise doppelt so dick wie die präsynaptischen. Alle diese Befunde lassen sich wohl schwer mit der Theorie einer endweisen Vereinigung zweier Einzelchromosomen vereinigen, dagegen scheinen sie in keiner Weise der Konjugationshypothese zu widersprechen. Wenn ich daher mich auch durchaus nicht mit Bestimmtheit für die eine oder andre Ansicht ausspreche, so scheinen mir doch vorerst meine Befunde mehr für eine Parallelkonjugation als für eine endweise Vereinigung zweier Chromosomen zu sprechen.

Als Resultate vorliegender Untersuchungen wäre demnach kurz folgendes zusammenzufassen:

Bei *Artemia* wie bei *Branchipus* ist die erste Reifungsteilung zweifellos eine Längsteilung, bei letzterem ist die zweite Teilung

mit größter Wahrscheinlichkeit ebenfalls eine Längsteilung. Allermindestens geht das daraus hervor, daß in der ganzen Entwicklung der Chromosomen niemals in ihnen ein Querspalt auftrat. Ist also die Chromosomenverminderung in den jungen Oocyten nur eine scheinbare, findet also eine Pseudoreduktion statt, und zwar in Form der sogenannten Konjugation zweier Chromosomen, so kann dieselbe, glaube ich, nur auf dem Wege einer Längskonjugation stattfinden.

Verzeichnis der benutzten Literatur.

Brauer, A. Über das Ei von Branchipus Grubei von der Bildung bis zur Ablage. Physikalische Abhandlungen der k. Akademie der Wissenschaften z. Berlin. 1892.

—— Zur Kenntnis der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von Artemia salina. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 43.

—— Zur Kenntnis der Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Archiv f. mikroskop. Anatomie Bd. 42. 1893.

Buchholz, R. Branchipus Grubei v. Dybovski. Schriften der königl. phys. ökon. Gesellschaft zu Königsberg B. V. 1864.

Claus, C. Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung von Branchipus und Artemia. Arbeiten aus dem Zool. Institut Wien und Triest. Bd. VL. 1886.

—— Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung von Branchipus und Apus. Göttingen 1873.

Fick, R. Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung. Archiv f. Anat. Physiol. anatomische Abteil. Supplement. 1905.

—— Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln. Ergeb. der Anat. und Entwicklungsgesch. 1906. Bd. XVI.

Goldschmidt, R. Über das Verhalten des Chromatins bei der Eireifung und Befruchtung des Dicrocoelium lanceatum. Archiv f. Zellforschung. Bd. I. H. 1.

—— Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung von Zoogonus mirus. Zool. Jahrb. Bd. 21. Anatom. Abteil.

Häcker, V. Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen I. II. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 41. 42. 1893.

—— Die Vorstadien der Eireifung, zusammenfassende Untersuchungen über die Bildung der Vierergruppen und das Verhalten der Keimbläschennucleolen. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. 45.

—— Über das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft. Bd. 37. 1903.

—— Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Ergebn. u. Fortschr. d. Zool. Bd. I.

Heidenhain. Plasma und Zelle. Jena 1907.

Korschelt und Heider. Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena 1902.

Kühn, A. Die Entwicklung der Keimzellen in den parthenogenetischen Generationen der Cladoceren. Daphnia pulex und Polyphemus pediculus. Archiv f. Zellforschnng. Bd. I. Heft 4. 1908.

Lérat, Paul. La premiére cinèse de maturation dans l'oogenèse et la spermatogenèse du Cyclops strenuus. Anat. Anzeig. Bd. 21. 1902.

—— Les phénomènes de maturation dans l'oogenèse et la spermatogenèse du Cyclops streuuus. La Cellule. Bd. 22. 1905.

Maréchal. Über die morphologische Entwicklung der Chromosomen im Keimbläschen der Selachier. Anat. Anz. Bd. 25.

—— Über die morphologische Entwicklung der Chromosomeu im Teleostierei. Anat. Anz. Bd. 26.

Montgomery. Chromatinreduktion in Hemiptera. Zool. Anz. Bd. 22.

Petrunkewitsch, A. Die Reifung der parthenogenetischen Eier von Artemia salina. Anat. Anz. Bd. 21. 1902.

Schleip, W. Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von Planaria gonocephala. Zool. Jahrb. Bd. 23. H. 2 1906.

—— Die Samenreifung bei den Planarien. Zool. Jahrb. Bd. 24. H. 4. 1907.

—— Vergleichende Untersuchnngen der Eireifung bei parthenogenetisch und bei geschlechtlich sich fortpflanzenden Ostrakodeu. Arch. f. Zellforsch.

Schreiner, A. und K. E. Die Reifungsteilungen bei deu Wirbeltiereu. Anat. Anz. Bd. XXIV. 1904.

—— Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Myxine glutinosa. Archiv. de Biolog. Bd. 21.

—— Nene Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. Archives de Biologie. Bd. XXI. 1905.

—— Ibid. Bd. XXII. 1906.

—— Gibt es eine Parallelkonjugation der Chromosomen?

—— Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. Reifung der Geschlechtszellen von Enteroxenos.

Schönfeld. La spermatogenèse chez le taureau et chez les mammifères en général. Arch. f. Biol. Bd. 18.

Spangenberg. Zur Kenntnis von Branchipus stagnalis. Z. d. wiss. Zool. Bd. 25. Suppl. 1875.

Tretjakoff, D. Die Spermatogenese bei Ascaris megalocephala. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 65. 1905.

Weismann, A. Über die Zahl der Richtungskörperchen und ihre Bedeutung für die Vererbung. Jena.

—— Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung. Jena.

—— Weismann, A. und Ischikawa. Über die Bildung der Richtungskörper bei tierischen Eiern. Fr. 1887.

Erklärung der Figuren.

Sämtliche Figuren sind mit Zeiss-Apochrom 1,5 mm, Compens. Oc. 12 mit Hilfe eines Abbeschen Zeicheuapparates auf Objekttischhöhe gezeichnet; ausgenommen Fig. 5, die mit Zeiss Obj. B. Oc. 4, und Fig. 24, 26, 28, 30, die mit Obj. D. Kompensations-Oc. 2 gezeichnet sind.

Fig. 1. Längsschnitt durch vier Epithelzellen des Darmes. Im Innern der länglichen Zellen der Kern mit mehreren Nucleolen.

Fig. 2. Junge Darmepithelzelle. Seitenansicht einer Äquatorialplatte. An den Polen zwei Centrosome.

Fig. 3. Junge Darmepithelzelle. Chromosomen sich zur Äquatorialplatte anordnend.

Fig. 4. Darmepithelzellen; Chromosomen in Bildung der Tochterplatten.

Fig. 5. Querschnitt durch ein Ovar; Keimzone, Wachstums- und Differenzierungszone — fertig ausgebildetes Ei.

Fig. 6. Junge Oogonienzelle. Chromatin als Brocken auf einem Liningerüst. In der Mitte der Nucleolus.

Fig. 7. Junge Oogonienzelle. Chromosomen sich zur Äquatorialplatte anordnend.

Fig. 8. Junge Oogonienzelle. Äquatorialansicht. An den Polen die Centrosome.

Fig. 9. Junge Oogonienzelle. Polansicht einer Äquatorialplatte.

Fig. 10. Junge Oogonienzelle. Bildung der Tochterplatten.

Fig. 11. Junge Oogonienzelle. Tochterplatten.

Fig. 12. Junge Oogonienzelle. Trennung der Tochterplatten.

Fig. 13. Junge Oocyte. Chromosomen als Netz mit kleinen Brocken in den Knoten. In den Maschen der Nucleolus.

Fig. 14. Oocyte. Chromatinnetz sich in Fäden auflösend, die um den Nucleolus unregelmäßig verlaufen.

Fig. 15. Oocyte. Fäden beginnen nach einer Seite zu wandern. Nucleolus wird kleiner.

Fig. 16. Oocyte. Chromatin einseitig kontrahiert. Nucleolus außerhalb liegend.

Fig. 17. Oocyte. Synapsis.

Fig. 18. Oocyte. Auflösung des synaptischen Magma. Dicke und dünne Fäden.

Fig. 19. Oocyte. Postsynaptisches Stadium. Die dicken Fäden liegen noch im Knäuel.

Fig. 20. Oocyte. Postsynaptische Fäden.

Fig. 21. Oocyte. Die Fäden wirren sich aus dem Knäuel heraus.

Fig. 22. Oocyte. Stadium der langen Fäden. Einige Fäden beginnen sich zu kontrahieren.

Fig. 23. Oocyte. Die Fäden haben sich zu längsgespaltenen Stäbchen kontrahiert.

Fig. 24—32. Ausbildung der Eizelle und der definitiven Chromosomen. Fig. 24, 26, 28, 30 geben die Eizelle in schwächerer, Fig. 23, 25, 27, 29, 31 die dazu gehörenden Chromosomen in stärkerer Vergrößerung wieder.

Fig. 32. Junge Nährzelle. Chromatin in Form von dünnen Fäden, die den Nucleolus umkreisen.

Fig. 33—39. Weiteres Wachstum der Nährzelllen. Die Chromatinfäden werden länger und liegen mehr dem Rande zu, der Nucleolus in der Mitte. Er zerfällt in mehrere Partien.

Fig. 40. Oocyte erster Ordnung. Chromosomen zur Äquatorialplatte sich anordnend.

Fig. 41. Oocyte erster Ordnung. Verschwinden der Kernmembran. Chromosomen sich zur Äquatorialplatte anordnend.

Fig. 42. Oocyte erster Ordnung. Ausbildung der Spindel. Auftreten der Polfasern.

Fig. 43. Oocyte erster Ordnung. Polansicht einer Äquatorialplatte. Zwölf Chromosomen.

Fig. 44. Oocyte zweiter Ordnung. Drehung der Spindel aus der tangentialen in die radiale Lage.

Fig. 45. Oocyte erster Ordnung. Durchführung der ersten Richtungsteilung in tangentialer Lage.

Fig. 46. Oocyte erster Ordnung. Äquatorialplatte mit 24 äquationell getrennten Chromosomen.

Fig. 47. Ruhender weiblicher Vorkern. Chromosomen als Fadengerüst.

Fig. 48. Furchungskern. Väterliche und mütterliche Chromosomen sich getrennt zur Äquatorialplatte anordnend.

Fig. 49. Furchungskern. Väterliche und mütterliche Chromosomen in getrennten Spindeln.

Fig. 50. Furchungskern. Väterliche und mütterliche Chromosomen erleiden eine Äquationsteilung in getrennten Spindeln.

Fig. 51. Ei. Anaphase der zweiten Furchung.

Fig. 52. Chromosomen im Kern einer somatischen Zelle von *Artemia salina*.

Fig. 53. Junge Oogonie von *Artemia*. Chromatin ein Gerüstwerk bildend. Nucleolus in dessen Maschen.

Fig. 54. Junge Oogonie. Seitenansicht einer Äquatorialplatte. An den Polen zwei Centrosomen.

Fig. 55a, b. Äquatorialplatte einer Oogonienteilung, in Polansicht. a. 42 Chromosomen. b. 42 Chromosomen = 84 Chromosomen.

Fig. 56. Anaphase einer Oogonienteilung. Auseinanderwandern der Tochterplatten.

Fig. 57. Wachsende Oocyte. Chromatin umkreist in Fäden den kleinen Nucleolus.

Fig. 58 und 59. Wachsende Oocyten. Die Fäden sondern sich mehr, der Nucleolus ist verschwunden.

Fig. 60 und 61. Kern einer wachsenden Oocyte. Chromatin in Form längsgespaltener Fäden.

Fig. 62 und 63. Kern einer wachsenden Oocyte. Chromosomen fertig ausgebildet.

Fig. 64 und 65. Kern einer älteren Oocyte.

Fig. 66. Oocyte erster Ordnung. Spindel in tangentialer Lage.

Fig. 67. Oocyte erster Ordnung. Spindel in radialer Lage.

Fig. 68. Oocyte erster Ordnung. Polansicht einer Äquatorialplatte.

Fig. 69. Oocyte erster Ordnung. Trennung der Chromosomen im Äquator der Spindel.

Fig. 70 und 71. Furchungskern von *Artemia*.

Fig. 72. Junge Nährzelle bei schwacher Vergrößerung.

Fig. 73. Junge Nährzelle bei starker Vergrößerung.

Fig. 74. Ältere Nährzelle bei schwacher Vergrößerung.

Das Skelett der Muskelzelle von Ascaris nebst Bemerkungen über den Chromidialapparat der Metazoenzelle.

Von

R. Goldschmidt

(München).

Hierzu 3 Textfiguren und Tafel VI—IX.

Inhalt.

Seite

Einleitung 81

1. Das Verhalten der Skelettfibrillen in der Muskelfaser 83
   - a) Anatomische Vorbemerkungen 83
   - b) Die Anordnung der Skelettfibrillen im Markbeutel 85
   - c) Die Anordnung der Skelettfibrillen in der contractilen Muskelspindel 86
   - d) Die Markbeutelfortsätze 88
   - e) Die Skelettfibrillen in den Epithelmuskelzellen des Oesophagus . . 89
2. Die Skelettfibrillen außerhalb der Muskelfaser 90
   - a) Apáthys Darstellung 90
   - b) Der Austritt in die Subcuticula 92
   - c) Der Austritt an den Längslinien 95
3. Die Skelettfibrillen und das Koltzoffsche Prinzip 97
4. Skelettfibrillen und Chromidialapparat 101

Nachtrag 112

Einleitung.

Die Untersuchungen, die dieser Arbeit zugrunde liegen, sind bereits seit vielen Jahren abgeschlossen, die wichtigsten Präparate vor 9 Jahren angefertigt. Daß ich mit der Veröffentlichung so lange zurückhielt, hat seinen Grund darin, daß ihre Ergebnisse in engem Zusammenhang stehen mit Fragen der Nervenhistologie, so daß ich abwarten wollte, bis das betreffende Kapitel meiner Untersuchungen

über das *Ascaris*-Nervensystem abgeschlossen wäre. Dieser Zeitpunkt ist nunmehr gekommen. Waren bisher aber die Beobachtungen nur von Bedeutung in Hinblick auf jene neurologische Untersuchung, so hat sich das in jüngster Zeit geändert. Die großzügigen Untersuchungen und Gedankengänge Koltzoffs über die Gestalt der Zelle weisen auch den im folgenden mitzuteilenden Beobachtungen einen Platz in der allgemeinen Zellbiologie an, und das ist der Grund, warum die Befunde hier nun doch getrennt von jenen am Nervensystem gemachten veröffentlicht werden.

Der Entdecker der im folgenden zu schildernden und in ihrer zellbiologischen Bedeutung zu würdigenden Strukturen ist — wenn wir von einigen unvollkommenen Beobachtungen Rohdes (1892) absehen — Apáthy (1893, 1894). In einer Arbeit, die den Hauptwert auf technische Prozeduren legt, und einer weiteren kurzen Mitteilung, die die erstere durch Abbildungen ergänzt, berichtet Apáthy ausführlich über den Bau der *Ascaris*-Muskelzelle und teilt dabei vor allem seine Entdeckung eines merkwürdigen Fibrillensystems mit, das sich in charakteristischer Anordnung in den Zellen findet und das ihm durch seine wundervolle Goldmethode darzustellen gelang. Da die histologischen wie färberischen Eigenschaften dieses Systems mit denen der mit der gleichen Methode entdeckten Neurofibrillen übereinstimmen, Apáthy ferner eine Kontinuität jener Strukturelemente, nämlich der Neurofibrillen der motorischen Nerven und jener Fibrillen in den Muskeln fand, so erklärte er die Fibrillen für Neurofibrillen und glaubte so das Verhalten des nach seiner Ansicht eigentlich leitenden Elementes bei der Muskelinnervation eruiert zu haben. Seitdem ist keine nähere Untersuchung mehr über den Gegenstand veröffentlicht worden[1], wiewohl Rohde (1894) alsbald den Apáthyschen Schlußfolgerungen die Berechtigung absprach. Damals war es aber Apáthy leicht, Rohde zu widerlegen, da dieser von der unglückseligen Hyaloplasmatheorie befangen, auch die richtigen Beobachtungen Apáthys bestritt. Nur K. C. Schneider (1902) bemerkt, daß es sich in den Fibrillen wohl um Stützfibrillen handle, ich selbst (1904) vertrat kurz die gleiche Meinung, ebenso Vejdovsky (1907). In vielen Punkten stimmen meine tatsächlichen Beobachtungen genau mit denen Apáthys überein, in andern, und zwar den physiologisch entscheidenden aber nicht. Ich will es mir deshalb versagen, eine genaue Wiedergabe von Apáthys Angaben vorauszuschicken, sondern werde jeweils im

[1] S. Nachtrag.

Verlauf der Darstellung auf die Übereinstimmungen bzw. Abweichungen hinweisen. Meine Arbeit wird somit in vier Hauptabschnitte zerfallen: 1. Die Befunde in der Muskelzelle. 2. Widerlegung der neurofibrillären Natur der Strukturen. 3. Interpretation und zellbiologische Bedeutung der Befunde. 4. Die Beziehung jener Strukturen zum Chromidialapparat. Letzterer Abschnitt ist dadurch nötig geworden, daß Vejdovsky (1907) den Versuch unternommen hat, die Chromidienlehre dadurch zu widerlegen, daß er zeigen zu können glaubte, daß ich das Zellskelett mit dem Chromidialapparat verwechselt habe.

Was die Technik der Untersuchung anbelangt, so hatte ich mit Apáthys Goldmethode, die ich im leider seltenen Falle des Gelingens für jeder andern Fibrillenmethode weit überlegen erachte, bei den Muskelzellen keinen völlig befriedigenden Erfolg, wiewohl ich beim Nervensystem damit gute Resultate erzielte. Andre Neurofibrillenmethoden, wie Bielschowsky und Cajal, geben zwar leicht Imprägnierungen, die sich aber so wenig auf die darzustellenden Fibrillen beschränken, daß sie für den ausschließlich damit arbeitenden eine Quelle dauernder Irrtümer geben müßten. Alle drei Methoden konnten aber trotzdem zur Kontrolle der Resultate benutzt werden. Die schönsten Bilder erzielte ich mit der R. Heidenhainschen Chromsaures Kali-Haematoxylinmethode nach Sublimatfixierung. Aber auch hier ist der Erfolg kein sicherer und seine Bedingungen mir unbekannt. Bei Gelingen werden die betreffenden Fibrillen tief blauschwarz und heben sich haarscharf von dem blassen Plasma ab. In den Abbildungen auf Taf. VI—VIII, die zum größten Teil nach solchen Präparaten gezeichnet sind, sind der Zellkörper und die benachbarten Gewebe nur angedeutet, und nur die Fibrillen sind genau ausgezeichnet. Ihr Verhalten zur plasmatischen Grundlage geht zur Genüge aus der genau ausgeführten Fig. 6 hervor. Speziell bei den Epithelmuskelzellen des Oesophagus erzielte ich prächtige Bilder mit Eisenhaematoxylin nach Fixierung mit heißer Hermannscher Flüssigkeit, eine Methode, die von Jörgensen (1909) als besonders geeignet für Skelettfibrillen befunden wurde.

1. Das Verhalten der Skelettfibrillen in der Muskelzelle.

a) Anatomische Vorbemerkungen.

Auf den charakteristischen Bau der Nematodenmuskelzelle brauche ich nicht näher einzugehen, er findet sich in den Arbeiten von Bütschli (1892) und Apáthy (1893, 1894) auf das genaueste dargestellt. Nur

folgendes sei zur Erläuterung der Terminologie vorausgeschickt: Die *Ascaris*-Muskelzelle ist eine lange spindelförmige Muskelzelle, seitlich abgeplattet und an beiden Enden zugespitzt. Diese spindelförmige Faser stellt den contractilen Teil der Zellen dar; an ihm hängt in der Mitte ein beutelförmiger Anhang, der nichts andres darstellt als den eigentlichen plasmatischen Teil der Zelle, das, was bei andern Muskelzellen zu SCHULZES Muskelkörperchen reduziert ist. (S. die schematische Fig. 19, Taf. IX.) Die contractile Faser wird die Muskelspindel genannt, der plasmatische Anhang, der den Kern enthält, der Markbeutel. An der Muskelspindel selbst unterscheiden wir eine zungenförmig vom Markbeutel in sie einragende Plasmamasse, das Mark der Muskelspindel, von der contractilen Rinde, in der die eigentliche contractile Substanz liegt und deren Anordnung an der Peripherie der platten Fasern im Querschnitt das bekannte Hufeisenbild ergibt. Markbeutel und Mark der contractilen Rinde — letzteres weniger deutlich — bestehen aus schönwabigem Protoplasma, dem allerlei Substanzen, vor allem Glykogen, eingelagert sind und dessen feinere Struktur nach dem Funktionszustand wechselt. Die contractile Rinde besteht aus den radiär gestellten, plattenförmigen contractilen Leisten, die der Oberfläche wie dem Querschnittsbild der Faser das bekannte Aussehen verleiht, das ohne weiteres aus Fig. 19 zu entnehmen ist. Die einzelnen Leisten sind durch Zwischenräume getrennt, die natürlich in Kontinuität mit dem Mark der Muskelspindel sind und als Plasmaleisten bezeichnet werden. Sie bestehen nach APÁTHY aus einer homogenen Flüssigkeit, nach BÜTSCHLI aus zwei Wabenreihen (im Querschnittsbild), was mir auch der Fall zu sein scheint. Die contractilen Leisten dagegen stellen ein Bündel feinster, in eine Grundsubstanz eingebetteter contractiler Fibrillen dar, wie ich mit APÁTHY gegen BÜTSCHLI sehe. Ein letzter charakteristischer Bestandteil der Zelle sind endlich die Markbeutelfortsätze, plasmatische Fortsätze des Markbeutels, die in verschiedener Zahl vorhanden sind und einfach oder verästelt zu einer der mit motorischen Nerven versehenen sechs Längslinien des Körpers ziehen, um hier zum Teil in der im Tierreich einzig dastehenden Weise der Muskelzelle ihre Innervierung zu holen, zum Teil die Zelle an den Längslinien zu verankern. In Fig. 19 ist nur ein solcher Fortsatz angedeutet; meist entspringen sie breit vom Markbeutel und verjüngen sich erst in der Nähe der Längslinien, andre sind von Anfang an schlank. Manche Fortsätze stellen auch Verbindungen mit andern Markbeuteln her.

Die Muskelzellen liegen unter der von einer dicken Cuticula und einer syncytialen Epidermis (Subcuticula, Hypodermis) gebildeten Haut in einer Reihe von Längselementen epithelartig nebeneinander, und zwar liegt die contractile Muskelspindel nach außen, der riesige Markbeutel nach innen. Die Zwischenräume zwischen den einzelnen Zellen wie auch die ganze Oberfläche der Markbeutel wird von einem eigenartigen Gewebe umsponnen, das in seinem Bau der Neuroglia der Nematoden gleicht und von mir (1906) unter dem Namen Isolationsgewebe beschrieben wurde. Zwischen den äußeren contractilen Teilen der Zellen bildet dieses Gewebe membranöse Scheidewände, von Apáthy Interstitialmembran genannt. Der Insertionspunkt der Faser ist natürlich die Haut, und zwar erfolgt die Insertion in später zu besprechender Weise in der ganzen Länge der Faser. Die einzelnen Fasern stehen nicht auf gleichem Niveau, so daß ein Querschnitt durch den Hautmuskelschlauch Fasern in allen Regionen trifft.

b) Die Anordnung der Skelettfibrillen im Markbeutel.

Das Verhalten der Fibrillen innerhalb des Markbeutels ist von Apáthy relativ kurz behandelt worden. Er teilte mit, daß die aus dem Markbeutelfortsatz kommenden Fibrillen — über deren physikalische und histologische Beschaffenheit ich alle Angaben Apáthys nur bestätigen kann und deshalb auf sie verweise — in den Markbeutel eintreten, hier vorwiegend in seiner Wand verlaufend dem contractilen Teil der Faser zustreben, aber auch im Innern des Marks sich vielfach verzweigen und aufspalten, dabei stets ihre Kontinuität bewahrend. Nun erschöpft aber diese Darstellung den Gegenstand durchaus nicht, vielmehr sind zwei Punkte nachzutragen, die gerade für die Interpretation jener Fibrillen von entscheidender Bedeutung sind. Von den aus dem Markbeutelfortsatz eintretenden Fibrillen verläuft in der Tat ein Teil direkt unter der Oberfläche des Beutels genau radiär zur Rinde. Eine Anzahl tritt aber auch ins Innere des Beutels und verläuft hier direkt oder sich verzweigend garadenwegs auf den Kern zu. Aber auch von den unter der Markbeutelwand verlaufenden Fibrillen biegen einige nach einiger Zeit um, oder aber sie geben nach innen Äste ab, die geradenwegs dem Kern zustreben. Und da nun auch aus dem Mark der contractilen Muskelspindel Fibrillen kommen, die ebenso geradenwegs auf den Kern gerichtet sind, so ist der Kern das Centrum eines Strahlenkranzes radiärer Fibrillen, die schon bei schwacher Vergrößerung

eine centriert strahlige Struktur des Markbeutels sichtbar werden lassen. Fig. 11, Taf. VII zeigt dieses Verhalten im Querschnitt des Markbeutels, und zwar sind nur die im Präparat haarscharf gezogenen Fibrillen ausgeführt. Wie verhalten sich nun diese Fibrillen in der Nähe des Kerns? Nach Apáthys Schilderung und konform seiner Interpretation müßten sie kontinuierlich vom Markbeutelfortsatz zur contractilen Rinde fortlaufen. Die wandständigen Fibrillen tun dies in der Tat und auch einige mitten durch den Beutel verlaufende. (In Fig. 11 sind letztere nicht zu sehen.) Nicht so aber die radiären Fibrillen. Der Kern ist umgeben von einer Zone dichteren Plasmas von sehr feinschaumiger Beschaffenheit, die peripher in radiäre Zipfel sich auszieht. An dieser Zone angelangt, spalten sich die gröberen Fibrillen meist pinselförmig in feinere auf, die schließlich so fein werden, daß sie in der Zeichnung nur ganz roh wiederzugeben sind. Diese strahlen nun um den Kern herum aus, indem sie sich vielfach überkreuzen und hüllen so den Kern in eine strahlige Haube ein. Die einzelnen Fibrillen verlieren sich dabei im Plasma. Wenn auf diese Weise auch eine Endigung der einzelnen feinsten Fasern nicht festgestellt werden kann, so ist andrerseits von einer Kontinuität im Sinne Apáthys auch nicht die Rede.

Was nun die an der Markbeutelwand verlaufenden Fibrillen betrifft, so zeigen sie einen deutlich parallelen Verlauf in radiärer Richtung (Orientierung im Tier), wie Flächenschnitte lehren und wie es im Schema Fig 19 auch klar zu sehen ist. Apáthys Interpretation der Fibrillen verlangt nun, daß alle diese Fibrillen aus dem Innervierungsfortsatz des Markbeutels kommen. Für viele trifft das in der Tat auch zu, aber nicht für alle. Betrachtet man nämlich Schrägschnitte durch den Ursprung des Markbeutelfortsatzes, so kann man beobachten, daß es auch Oberflächenfibrillen gibt, die einfach an dieser Stelle vorbeiziehen, die also kontinuierlich unter der ganzen Oberfläche des Beutels beiderseits vom Fortsatz durchziehen. Eine solche Stelle ist in Fig. 3 wiedergegeben. Es gibt somit außer den kontinuierlichen Fibrillen im Markbeutel auch solche, die die von Apáthy postulierte Kontinuität vom Markbeutelfortsatz zur contractilen Rinde nicht besitzen.

c) Die Anordnung der Skelettfibrillen in der contractilen Muskelspindel.

Auf diesen Punkt beziehen sich die meisten Angaben und Abbildungen Apáthys, die ich sämtlich bestätigen kann und denen nur

weniges zuzufügen ist. An der Grenze von Markbeutel und Muskelspindel treten die Fibrillen, die teils vom Kern herkommen, hauptsächlich von der Markbeutelwand in das Mark der Spindel ein und legen sich hier fast stets, wie es Apáthy schildert, dicht der contractilen Rinde an. In meinen Präparaten verlaufen diese Randfibrillen meistens ganz glatt durch den ganzen Querschnitt der Spindel und erleiden erst ganz peripher Verästelungen, wie es eine besonders schöne Stelle in Fig. 5 zeigt. Meist enthält dann das Innere des Marks nur ganz vereinzelte zarte Fibrillen. Es sind mir aber auch Zellen zu Gesicht gekommen, bei denen auch das Mark ganz von radiären Fibrillen erfüllt war. Die einzelnen Randfibrillen verlaufen stets genau radiär und sind besonders in der Höhe des Markbeutels in der Längsrichtung in regelmäßigen Abständen genau parallel angeordnet. Sehr schön läßt sich das erkennen, wenn man tangentiale Längsschnitte durch die Muskelzelle legt. Bei hoher Einstellung erhält man dann bei dickeren Schnitten Tangentialschnitte durch die parallel gestellten contractilen Leisten (Fig. 9, untere Hälfte), und bei tiefer Einstellung erscheint das hübsche Bild der parallelen Randfibrillen (obere Hälfte der Figur).

Von den Randfibrillen gehen nun in regelmäßigen Abständen senkrecht direkt oder gegabelt oder durch Vermittelung von Seitenästen, wie bei Apáthy genau beschrieben ist, feine Fibrillen ab, die die Zwischenräume zwischen den contractilen Leisten, die Plasmaleisten, geradenwegs durchsetzen und so zur Oberfläche der contractilen Rinde gelangen. Bei nicht gar zu dünnen Schnitten sieht man durch jede Plasmaleiste eine Fibrille treten und bei Heben und Senken des Tubus in regelmäßigen Abständen darüber und darunter ebenfalls. An der der Subcuticula zugekehrten Peripherie der Rinde sind es die Randfibrillen selbst bzw. ihre Endverzweigungen, die durchtreten. In instruktiver Weise ist das Verhalten aus Fig. 5 zu sehen, weitere Details und Variationen finden sich bei Apáthy genau abgebildet. Diese Zwischenfibrillen erscheinen nun in regelmäßigen Abständen mit Pünktchen besetzt, deren Bedeutung bei Betrachtung von Längsschnitten klar wird. Zwischen den contractilen Platten laufen nämlich in der Längsrichtung ebensolche Fibrillen durch die ganze Länge der Muskelfaser (s. Schema Fig. 19). Sie sind in parallelen Reihen von etwa sechs Stück in der Plasmaleiste hintereinandergestellt, und ihre Querschnitte sind es, die als die Varikositäten der Zwischenfibrillen erscheinen. Auch hier verweise ich auf die zahlreichen Abbildungen Apáthys. Ich finde sehr häufig, wenn

auch nicht konstant, daß die äußerste dieser Längsfibrillen wesentlich stärker ist als die übrigen; Fig. 5 zeigt uns dieses Verhalten.

Wie verhalten sich nun die Längsfibrillen zu den queren Zwischenfibrillen? Nach Apáthy biegen die einen senkrecht in die andern um, und da, wo sich solche Fibrillen kreuzen, werden sie durch etwas Perifibrillärsubstanz verlötet, die Varikositäten. Nach meinen Beobachtungen kann man sagen, daß sich in der Mitte der Plasmastreifen ein regelmäßiges Gitter von Fibrillen mit rechteckigen Maschen und verdickten Knoten- bzw. Verlötungspunkten findet. An günstigen Längsschnitten durch die Zelle kann man es oft sehr hübsch sehen; in Fig. 1 ist ein Stück bei sehr starker Vergrößerung abgebildet. Daß dies Netz nicht etwa ein von einem plasmatischen Wabenwerk vorgetäuschtes Trugbild ist, geht daraus hervor, daß es gelegentlich auf Längsschnitten von dem Messer herausgerissen wird. Eine solche herausgerissene Längsfibrille mit vier daranhängenden Zwischenfibrillen ist in Fig. 2 abgebildet.

Es ist nunmehr nur noch eine Art von Fibrillen zu erwähnen, die sich im Mark der Muskelspindel findet und die in Apáthys Präparaten nur vereinzelt sichtbar gewesen scheint. Sie scheinen in der Tat häufig so zart zu sein, daß sie sich schlecht färben. Im Querschnitt der Zelle sieht man gelegentlich Fibrillen das Mark der Spindel von contractiler Rinde zu gegenüberliegender Rinde quer oder schräg durchsetzen. Diese Querfibrillen erscheinen dann entweder als Verbindung von zwei gegenüberliegenden Zwischenfibrillen oder aber als Seitenäste der Randfibrillen. Besonders schön kann man sie nun an Längsschnitten sehen, die senkrecht zur Abplattung der Muskelspindel geführt sind. Ein Stück eines solchen Schnittes zeigt Fig. 10. Parallel zu der nur angedeuteten contractilen Rinde sieht man jederseits die Reihe der punktförmigen Querschnitte der Randfibrillen. Und diese beiden Reihen werden in ziemlich regelmäßigen Abständen verbunden durch die Querfibrillen. Sie sind zum Teil außen verästelt und biegen entweder in die Randfibrillen um oder treten in die contractile Rinde ein, wo sie, wie schon erwähnt, in Zwischenfibrillen übergehen.

d) Die Markbeutelfortsätze.

Die Anordnung der Markbeutelfortsätze ist von Bütschli und Apáthy auf das genaueste beschrieben worden. Es steht fest, daß nicht alle Fortsätze die Verbindung mit einem Längsnerven bewerkstelligen, sondern teilweise eine Verbindung mit andern Muskelzellen

bewirken. Ich füge noch hinzu, daß auch von den Fortsätzen, die einfach oder verästelt an einer Längslinie inserieren, ein großer Teil nicht mit den Nervenfasern in Verbindung tritt (s. u.). Apáthy hat nun bereits geschildert, daß die Fibrillen des Markbeutels von diesen Fortsätzen herkommen, die sie ihrerseits von den Längsnerven erhalten, mit deren Neurofibrillen sie in Kontinuität sind. Alle Fibrillen des Markbeutels stammen daher; im Fortsatz liegen sie nahe dem Beutel zerstreut, weiter weg im Querschnittsbild in einem Kranz (röhrenförmiger Typus), ganz peripher als axiales Bündel. Ich habe nun schon oben gezeigt, daß durchaus nicht alle Fibrillen des Markbeutels aus dem Fortsatz stammen. Auch in der Anordnung der Fibrillen im Fortsatz finde ich größere Mannigfaltigkeit. Sie richtet sich völlig nach dem Volumen des Fortsatzes. In sehr dicken Fortsätzen laufen die Fibrillen oft bis zur Peripherie dicht unter der äußeren Oberfläche, mittlere können auch ganz peripher Apáthys röhrenförmigen Typus zeigen, dünnere oft schon central ein axiales Bündel, das bald seine Bündelnatur zeigt, bald einheitlich erscheint. Ganz schlanke Fortsätze können sogar ausschließlich eine zarte Fibrille enthalten. Eine prinzipielle Bedeutung kommt aber dem nicht zu. Irgend ein Unterschied in der Fibrillierung zwischen den echten Nervenfortsätzen und andern ist nicht zu beobachten.

e. Skelettfibrillen in den Epithelmuskelzellen des Oesophagus.

Im Anschluß an die Schilderung der Körpermuskelzellen seien ein paar Bemerkungen noch gemacht über die entsprechenden Elemente in den Epithelmuskelzellen des Oesophagus, deren deutliche Darstellung mir erst neuerdings geglückt ist. Wegen des Baues dieser Zellen sei auf meine früheren Mitteilungen (1904) verwiesen. Der Verlauf der contractilen Substanz ist ein sehr einfacher. Die Muskelfibrillen ziehen einfach radial in Bündeln von der äußern zur innern Cuticula. (Auf dünnen Schnitten wird durch die zahlreichen durchschnittenen Fasern ein Bild einer Querstreifung vorgetäuscht, Fig. 4, Taf. VI). Dementsprechend ist auch der Verlauf der Skelettfibrillen sehr einfach: Sie durchsetzen ebenfalls radial von Cuticula zu Cuticula die ganze Dicke der Oesophaguswand, alle Muskelbündel begleitend. Im Hauptteil ihres Verlaufs sind sie einfach unverästelt, in der Nähe der Cuticula spalten sie sich jedoch pinselförmig in zahlreiche feinste Fibrillen auf, die dicht nebeneinander an der Cuticula inserieren. Fig. 4 zeigt dies Verhalten an einem Stück einer

solchen Zelle, nicht weit vom Kern, nach einem mit Hermannscher Flüssigkeit konservierten und mit Eisenhämatoxylin gefärbten Objekt. Wir werden später noch einmal auf dies Bild zurückkommen.

2. Die Skelettfibrillen außerhalb der Muskelfaser.

a) Apáthys Darstellung.

Während meine Befunde an den Fibrillen im Innern der Muskelzelle im wesentlichen mit denen Apáthys übereinstimmen, weichen sie, was ihr Verhalten außerhalb der Zelle betrifft, durchaus von jenen ab, und zwar in einer Weise, die prinzipiell für die Auffassung des Gegenstandes entscheidend ist. Schon Rohde hatte gesehen, daß Fibrillen durch die contractile Rinde der Muskelzellen hindurch in die Subcuticula treten. Apáthy hat diesen Punkt näher verfolgt und kommt zu folgender Darstellung: »Anders verhalten sich die radiären Endverzweigungen der im Marke verlaufenden und sich verästelnden Fibrillen, kurz bezeichnet, die radiären Mittelfibrillen, auf der äußeren Kante der Muskelfaser. Hier sind sie meist etwas stärker als auf den Seiten: sie passieren alle die Außengrenze der contractilen Rinde, nachdem sie, wie es scheint, wenigstens eine Elementarfibrille als longitudinale Zwischenfibrille rechtwinklig abgegeben haben. Sie begeben sich, bald in gerader Linie, radiär oder schräg, bald seitwärts umgebogen, in die Subcuticularschicht hinein, wo sie meist als deutliche Fibrillen eine Strecke weit zu verfolgen sind, um bald mit einer starken Circularfibrille der Subcuticula zu verschmelzen oder sich mit einer feineren Fibrille der Subcuticula zu vereinigen, welche dann ihrerseits mit mehreren gleichen Fibrillen vereinigt eine stärkere Subcuticularfaser zusammenstellen hilft. Gelegentlich ist die aus der Rinde herausgetretene radiäre Zwischenfibrille nicht weiter zu verfolgen, sie hört im Schnitt plötzlich auf; offenbar hat sie sich in diesem Fall, anstatt seitwärts, nach oben oder unten umgebogen und wurde durchschnitten. Oft sieht man dagegen an einer Kante der Muskelfaser oder auch gleichzeitig an beiden die aus der Rinde herausgetretenen radiären Mittelfibrillen, schräg nach außen gerichtet, konvergieren, sich zu einem konisch ausgezogenen Bündel vereinigen, welches sich zu einer stärkeren Faser verdichtet und sich als Circularfaser der Subcuticula fortsetzt.« Und weiterhin, nach einer Schilderung der Neuro-

fibrillen im (nervösen) Schlundring: »... Eine Anzahl der Primitivfibrillen der aus dem Schlundring herausgetretenen Bündel trennt sich von den andern, biegt zuvörderst nicht um, sondern geht durch den betreffenden Längswulst schon in der Höhe des Schlundrings in die Subcuticula hinein. Meist vereinigen sich dann in der Subcuticula mehrere solche leitende Primitivfibrillen, biegen seitwärts um und bilden so eine dickere circuläre Subcuticularfaser« ..... »Anderseits sah ich wiederholt, besonders im vorderen Körperteile, daß starke Subcuticularfasern, z. B. Circulärfasern, in einen der Seitenwülste eintretend, Ganglienzellen zugeteilt sind. In die Nähe derselben angekommen, strahlten die sie bildenden feineren Primitivfibrillen, vielleicht schon die Elementarfibrillen, trichterförmig auseinander, nahmen die Ganglienzellen in ihre Öffnung und umgaben sie ganz in der Weise, wie ich es bei Hirudineen wiederholt geschildert habe.« Wie kommen aber die so aus den Muskeln in die Subcuticula übertretenden Fibrillen in die Muskeln hinein? »Eine Antwort auf diese Frage kann in verschiedener Weise gefunden werden. Eine besonders frappante Antwort geben Querschnitte des Körpers, welche gerade durch den Schlundring gehen. Hier legen sich, wie bekannt, die in derselben Höhe befindlichen Muskeln mit ihrem Markbeutel direkt an den Schlundring an. Etwas tiefer befindliche Muskeln senden ihren (oder nicht selten zwei bzw. mehr) Markbeutelfortsatz heran« .... »Wieder andre, meist ganz schwache Primitivfibrillenbündel (d. h. Neurofibrillen des Schlundringes. R. G.) biegen direkt in einen dem Schlundring angelegten Markbeutel oder in einen Markbeutelfortsatz ein. Hier werden sie zu jenen Fibrillen, deren Verlauf wir nur bis in ihre Endästchen, welche die Mittelfibrillen der Muskelrinde sind, geschildert haben.« ...»Auf die Tatsache, daß die Markbeutelfortsätze auch in tieferen Körpergegenden leitende Primitivfibrillen den Muskeln zuführen und daß sie diese größtenteils von den Längsnerven der Medianwülste her bekommen: will ich diesmal nach dem obigen nicht mehr näher eingehen. Der Übergang der leitenden Primitivfibrillen jener Nerven in die Fibrillen der Markbeutelfortsätze, welche in ihren verjüngten Abschnitten ganz den Charakter der Nerven meines bündelförmigen Typus besitzen, um weiter gegen den Markbeutel zu mehr in den röhrenförmigen überzugehen, ist ebenfalls direkt nachzuweisen.«

Apáthy betrachtet also jene Fibrillen der Muskelzellen als leitende Primitivfibrillen, Neurofibrillen, die von den motorischen Nerven

aus in die Muskelzellen eintreten, sie durchsetzen, um in nervöse Fibrillen der Subcuticula überzugehen, die dann zu den nervösen Centralorganen führen. Daß diese Vorstellungen sich nicht mit den Tatsachen vereinbaren lassen, soll im folgenden nachgewiesen werden.

b) Der Austritt in die Subcuticula.

Betrachten wir zunächst das Verhalten der Radialfibrillen der Rinde, die direkt oder mit ihren Endverzweigungen zwischen den der Subcuticula anliegenden contractilen Platten durchtreten und so, wie es Apáthy schildert, in die Subcuticula eintreten. Wenn man diesen Durchtritt bei entsprechender Färbung auch in jedem Schnitt jeder Zelle sehen kann, so ist das weitere Verhalten der Fibrillen doch nur zu sehen, wenn sie längere Strecken im Schnitt verbleiben. Natürlich ist dies am ehesten möglich bei Benutzung nicht zu dünner Schnitte, nämlich 4—7 μ. Da kann man denn in der Tat das von Apáthy beschriebene Verhalten bisweilen feststellen, nämlich den Übergang einer Fibrille in eine circuläre Subcuticularfaser. Bei der ungeheueren Masse derartiger Fasern in der Epidermis ist es aber ausgeschlossen, deren weiteres Schicksal zu verfolgen. Es fällt aber an meinen Präparaten auf, daß ein solcher Übergang in circulären Verlauf hauptsächlich bei den Muskelzellen vorkommt, die zu beiden Seiten einer Längslinie liegen. Besonders typisch ist er für Fasern, die den sublateralen Nerven benachbart liegen. An diesen Stellen liegt der Außenseite der Muskelzellen ein dichter Filz circulärer Subcuticularfasern an, und in ihn sieht man dann Fibrillen aus der Muskelzelle eintreten, wie es Fig. 18 illustriert. Dieser Filz von Fibrillen tritt aber in die Seitenlinie ein und geht hier kontinuierlich in das reichverflochtene System stützender Fibrillen dieses Organs über. Diese Befunde stimmen schon nicht zu der Annahme einer neurofibrillären Natur der Fibrillen; doch läßt sich daraus kein bindender Schluß ziehen. Wohl aber ist das der Fall, wenn wir das Verhalten der Fibrillen in der Subcuticula betrachten, wie es in meinen Präparaten als das typische, in jedem Schnitt zu beobachtende erscheint. Die meisten der Fibrillen durchsetzen nämlich geradenwegs schräg die Subcuticula, um an der Basalschicht der Cuticula zu endigen, indem sie dort inserieren. Dieses Verhalten ist in meinen Präparaten so klar zu sehen, daß daran nicht der geringste Zweifel bestehen kann. In Fig. 14, 16, 17 habe ich einige solche Fälle unter genauer Einzeichnung nur der in Betracht kommenden Fibrillen nach Querschnitten gezeichnet. Den

einfachsten Fall, wie er allerdings auch am seltensten vorkommt, stellt Fig. 16 dar. Hier tritt eine Randfibrille, ohne sichtbare Seitenäste abzugeben, geradenwegs in die Subcuticula ein, durchsetzt sie in gerader Richtung, spaltet sich nach der Hälfte ihres Weges in vier dünne Äste auf, die auseinanderstrahlen und an der Basalschicht der Cuticula inserieren. Meistens aber durchsetzen diese Fibrillen die Cuticula nicht gerade, sondern schräg und werden deshalb häufig kürzer oder länger abgeschnitten. Wenn aber eine Fibrille bzw. ein Fibrillensystem vollständig im Schnitt liegt, so zeigt es mit absoluter Sicherheit seine Kontinuität von der Muskelzelle bis zur Insertion an der Cuticula. Fig. 14 zeigt einen sehr schönen solchen Fall. Die schräg die Subcuticula durchsetzende Fibrille verbindet sich mit einem abgeschnittenen Teil eines andern Systems. Von den Endästen sind vier bis zur Insertion an der Basalschicht der Cuticula zu verfolgen, und die Insertionsstelle ist durch feine Punkte, eine oft zu beobachtende Erscheinung, markiert. Bemerkenswert ist auch der in Fig. 17 abgebildete Fall. Hier splittern die Randfibrillen nach Durchtritt in die Subcuticula pinselförmig auf, und die meisten der feinen Fäserchen sind in dem dichten Filz der Subcuticularfibrillen nicht weiter zu verfolgen. Einzelne aber, und zwar sind es hier zu zwei Muskelzellen gehörige, gehen deutlich in das System einer dicken Fibrille über, die die Epidermis schräg durchsetzend mit ihren Endästen sich an die Cuticula befestigt. Die Beispiele dieser Art ließen sich beliebig vermehren, es sei aber nur noch eines gegeben, dessen Beweiskraft eine ganz besondere ist. Da ja die Randfibrillen in regelmäßigen Abständen hintereinander (in der Längsrichtung der Zelle) in die Subcuticula hinaustreten (s. Fig. 19), so muß man auf günstigen Längsschnitten ja besonders klar ihr Schicksal feststellen können. Das ist in der Tat in überraschender Weise der Fall. Fig. 8 gibt ein Stück eines solchen Längsschnittes wieder. Rechts ist die Basalschicht der Cuticula, dunkel ist die Subcuticula mit drei getroffenen Kernen wiedergegeben, links ist ein kleines Stück vom Längsschnitt einer Muskelzelle, und zwar sind unten bei tiefer Einstellung die Längsschnitte der contractilen Platten eingetragen, während im übrigen nur die Markschicht (unstrukturiert) mit ihren Fibrillen zu sehen ist. Hier sieht man nun also parallel hintereinander in annähernd gleichen Abständen die Randfibrillen verlaufen und bei der Dicke des Schnittes auch samt und sonders in die Subcuticula eintreten. Hier aber durchsetzen sie alle, oft zu mehreren dicke Fibrillen bildend, die Epidermis, um an der Cuti-

cula zu inserieren. Noch ein kleiner Umstand verleiht diesem Bild erhöhte Beweiskraft. An der Grenze von Muskelzelle und Subcuticula erscheint das Gewebe der letzteren zu regelmäßigen feinen Zacken ausgezogen, und zwar markieren diese die Stellen, an denen die Fibrillen übertreten. Das Bild kommt dadurch zustande, daß die Muskelfibrille schwach kontrahiert ist — der schwach wellige Verlauf aller Fibrillen in den Zellen beweist es — und die durch die Fibrillen fest mit der Zelle verbundene Subcuticula gezwungen wird, sich zu falten. Umgekehrt zeigt das aber auch, daß die Fibrillen es eben sind, die die Muskelzellen an der Subcuticula verankern. Aber auch an der Basalschicht der Cuticula sind solche Falten vorhanden, die die Insertionsstellen der Fibrillen kennzeichnen und allein hierdurch schon beweisen, daß es die Funktion der austretenden Fibrillen ist, die Insertion der Muskelzelle an der Cuticula zu bewirken. Da ja nur bei bestimmten Muskelzellen des Vorder- und Hinterendes eine direkte Insertion der contractilen Platten an der Cuticula — die für den Hautmuskelschlauch physiologisch das gleiche ist wie die Extremitätenknochen für die Arm- oder Beinmuskeln — erfolgt, ist diese durch die Fibrillen vermittelte Insertion in der ganzen Längsausdehnung der von dem Angriffspunkt, der Cuticula, durch die Epidermis getrennten Zelle ja auch eine physiologische Notwendigkeit. Damit ist aber auch einwandfrei bewiesen, daß die Fibrillen nichts mit Neurofibrillen im Sinne Apáthys zu tun haben.

Zwei Punkte seien der Vollständigkeit halber noch kurz diesem Abschnitt angefügt. An ihrem zugespitzten Ende erscheinen die Muskelzellen oft zwischen andre eingeschoben und dadurch von der Epidermis abgedrängt, mit der sie nur durch die Interstitialmembran zusammenhängen. An solchen Stellen kann man dann beobachten, daß die durch die Muskelrinde eintretenden Fibrillen in der Interstitialmembran zur Subcuticula verlaufen, so auch die Insertion der von der Epidermis abgedrängten Enden vermittelnd. In Fig. 17, Taf. VIII ist eine besonders hübsche Stelle abgebildet. Zwischen die Querschnitte zweier in der Mitte getroffener Muskelzellen sind hintereinander drei Querschnitte vom Ende von Fasern eingezwängt. Aus der Rinde der innersten Zelle (unten) treten nun zwei dicke Randfibrillen aus, die zu einer vereinigt in der Interstitialmembran nach außen zieht. Auf ihrem Weg nimmt sie dabei Zwischenfibrillen von den benachbarten Muskelzellen auf. Im abgebildeten Schnitt ist sie

dann zwischen den Muskeln in der Interstitialmembran abgeschnitten, der nächste Schnitt zeigt aber ihren Eintritt in die Subcuticula.

Ein zweiter Punkt betrifft Quer- und Zwischenfibrillen, die die Interstitialmembran durchsetzend quer von einer Muskelzelle zur andern ziehen. Apáthy hat sie bereits beschrieben und abgebildet. Ich finde sie ebenfalls, sie scheinen aber nicht sehr häufig zu sein, falls nicht ihre Zartheit sie leicht übersehen läßt.

c) Der Austritt an den Längslinien.

Geht schon aus den eben geschilderten Tatsachen hervor, daß von einer nervösen Natur unsrer Fibrillen nicht die Rede sein kann, so zeigt auch ihr Verhalten im Bereich der nervenführenden Längslinien, daß jene Annahme irrig ist. Ich habe schon oben erwähnt, daß nicht alle Markbeutelfortsätze, die an die Längslinien herantreten, eine Innervierung vermitteln. An Schnittserien kann man sehr schön sehen, daß die Innervierungspunkte an den Nervenfasern, die durch Anschwellen der betreffenden Fasern sofort kenntlich werden, in Intervallen sich finden. Trotzdem verschmelzen aber auch in den Zwischenräumen Markbeutelfortsätze mit dem Gewebe der Längslinien, bleiben aber von den Nervenfasern stets durch eine Gewebsschicht getrennt. Es ist nun besonders instruktiv, das Verhalten der Fibrillen derartiger Markbeutelfortsätze zu betrachten, die ja in der gleichen Weise fibrilliert sind wie die echten Innervierungsfortsätze. Besonders schöne Präparate besitze ich von der Rücken- und der Sublaterallinie. Wie die Orientierungsskizze Fig. 12 zeigt, springt die Rückenlinie flaschenförmig zwischen die Muskeln vor. Außen ist ihr der Querschnitt des Rückennerven eingelagert, der an dieser Stelle des Körpers aus 17 verschieden starken Nervenfasern zusammengesetzt ist. Bei der Chromhämatoxylinmethode erscheint das Gewebe der Seitenlinie dunkel, und aus ihm leuchten grau die schwach tingierten Querschnitte der Nerven heraus. Die tadellose Konservierung geht aus der völlig ungeschrumpften Beschaffenheit der Fasern hervor; was das besagen will, kann nur würdigen, wer mit der Histologie der Nematoden gearbeitet hat. Nach unten sieht man die Markbeutelfortsätze einer ganzen Anzahl von Muskelzellen an die Rückenlinie herantreten. Es fällt nun bei schwacher Vergrößerung auf, daß die Rückenlinie in ihrer ganzen Ausdehnung durchsetzt wird von zwei Fibrillenbündeln, die den Nerven umfassen und in den freien Rand der Rückenlinie umbiegen. An der schmalen Basis der Rückenlinie kommen sie nahe zusammen und strahlen dann

nach außen, sich in ihre einzelnen Fibrillen auflösend, in die Subcuticula aus, um unter pinselförmiger Aufsplitterung an der Cuticula zu inserieren. Schon bei schwacher Vergrößerung gewinnt man den Eindruck, daß die in den Muskelfortsätzen enthaltenen Fibrillen direkt in dies stützende Fasersystem der Rückenlinie übergehen, ein Eindruck, der bei Untersuchung mit starken Systemen zur Gewißheit wird. Fig. 15*a*, Taf. VIII stellt bei starker Vergrößerung (umgekehrt orientiert!) den Rand der Rückenlinie mit einigen Markbeutelfortsätzen dar. Der direkte Übergang der Fibrillen des einen Gabelastes an den Nervenfasern vorbei in die Fibrillen der Rückenlinie ist augenfällig. Daneben liegen die Schrägschnitte andrer Fortsätze, in allen ihr Fibrillenbündel. *B* und *C* zeigen zwei folgende Schnitte der gleichen Serie, in denen für vier weitere Fortsätze das gleiche Verhalten zu konstatieren ist. Da die besprochenen Fibrillen tiefschwarz gefärbt sind, in den Nervenfasern aber eine Neurofibrillenfärbung nicht eingetreten ist, hätte ein Übergang in die hellen Nervenfasern auf den ersten Blick hervorleuchten müssen.

Was hier für den Dorsalnerven nachgewiesen wurde, läßt sich aber ebenso auch am Sublateralnerv zeigen, wie Fig. 7 demonstrieren soll. Auch hier ist eine Nichtinnervationsstelle ausgewählt; der Schnitt zeigt eine einzige Nervenfaser (die von den andern etwas abseits liegt) in der leichten Erhebung des Sublateralwulstes sowie die Längs- und Querschnitte zahlreicher Markbeutelfortsätze. Nur in den drei längsgeschnittenen sind die Fibrillen eingezeichnet. Der einzige Unterschied gegen die Rückenlinie besteht darin, daß die in das Subcuticulargewebe übergetretenen Fibrillen sich mit einer circulär angeordneten Fibrillenmasse vereinigen, von der auch die Nervenfasern umgreifende Züge abgehen. Daß auch in allen folgenden Schnitten sich die Übertrittsstellen der Fibrillen der hier abgeschnittenen Fortsätze finden, brauche ich wohl nicht besonders zu versichern.

Nach all dem ist es natürlich nicht zu erwarten, daß an Innervierungsstellen das Verhalten ein andres ist. In der Tat läßt sich leicht zeigen, daß hier in der Nähe der Nerven die Fibrillen auf die Oberfläche des Fortsatzes treten und, während letzterer mit der Nervenfaser verschmilzt, in das umgebende Gewebe ausstrahlen (was bereits K. C. Schneider vermutete). Auch am Schlundring, wo die Markbeutel direkt zur Innervierung herantreten, liegt es nicht anders. Hier treten die Fibrillen in die Scheide des Ringes über, die von Fibrillen durchzogen wird, die im Neurofibrillenpräparat den echten Neurofibrillen so gleichen, daß sie leicht verwechselt werden können.

Kurz, das Verhalten der Fibrillen des Markbeutelfortsatzes bei ihrem Austritte beweist ebenso wie das entsprechende derer der contractilen Rinde, daß sie mit Nervenleitung nichts zu tun haben, vielmehr die feste Verankerung der Fortsätze an den Längslinien bzw. Nerven bewirken. Damit ist wohl die neurofibrilläre Natur jener Gebilde im Sinne von nervösen, reizleitenden Organellen, definitiv abgetan. Wie konnte aber der Entdecker und genaueste Kenner der Neurofibrillen einer solchen Verwechslung unterliegen? Wäre es nicht vielleicht möglich, daß Apáthy doch durchaus konsequent die Schlüsse aus seinen Beobachtungen zog, daß aber hier der Punkt liegt, von dem aus die ganze Neurofibrillenlehre kritisch betrachtet werden muß? Die Antwort darauf wird der demnächst erscheinende 3. Teil meiner Untersuchungen über das *Ascaris*-Nervensystem geben.

3. Die Skelettfibrillen und das Koltzoffsche Prinzip.

Im Jahre 1906 veröffentlichte N. K. Koltzoff seine an Beobachtungen wie Ideen gleich reichen Studien über die Gestalt der Zelle. Der aus seinen Befunden, Experimenten wie zellphysikalischen Überlegungen hervorgegangene Gedankengang, der im folgenden zunächst kurz skizziert sei, scheint mir das Wichtigste zu sein, was die Erforschung der Zelle, abgesehen von den Kernproblemen, in neuster Zeit gefördert hat, und ich möchte deshalb den fruchtbaren Gedankengang des russischen Kollegen kurz als das Koltzoffsche Prinzip bezeichnen. Koltzoff geht von der Tatsache aus, daß das Protoplasma eine Flüssigkeit ist, somit sein Gleichgewichtszustand die Kugelform ist. Nun gibt es aber Zellen, die in freiem Zustand, d. h. unabhängig von äußerem Druck oder dgl. eine von der Kugelform abweichende Gestalt besitzen. Sie ist physikalisch nur möglich, wenn die Zelle ein aus festen, elastischen Elementen bestehendes Skelett besitzt, das auf die flüssige Zellsubstanz ebenso einwirkt wie die Drahtgestelle bei den bekannten Plateauschen Tropfenfiguren, und das bei Deformation nach Aufhören des deformierenden Faktors wieder zu seiner Ruhegestalt zurückkehrt. Ein solches Skelett wurde dann auch vor allem für die Spermien der verschiedensten Tierklassen nachgewiesen und durch Plasmolyseexperimente in seiner Bedeutung erkannt. Die nächste Konsequenz, die Koltzoff aus diesen Beobachtungen zieht, ist die, daß Zellen, die eine geordnete Bewegung ausführen — Gurwitsch (1904) hatte selbständig

ähnliche Schlußfolgerungen aus seinen kritischen Erwägungen abgeleitet —, ebenfalls ein formbestimmendes elastisches Skelett besitzen müssen. Vor allem gilt das natürlich für die Muskelzelle, und in der Tat gibt es nichts zwingenderes als diesen so einfachen Gedankengang. KOLTZOFFS Postulat deckt sich da natürlich mit der Annahme eines »elastischen Faktors« seitens der Muskelphysiologie. KOLTZOFF versucht dann auch für die Zellen mit geordneter Bewegung solche Skelettelemente aufzuzeigen; hier können wir allerdings nicht mit ihm übereinstimmen, wie wir später zeigen werden.

Betrachten wir nun im Lichte des KOLTZOFFschen Prinzips diese unsere Befunde an der *Ascaris*-Muskelzelle, so ist es ohne weiteres klar, daß in dem System von Fibrillen, die die Zelle in so bestimmter Regelmäßigkeit durchsetzen, nichts andres zu sehen ist als das elastische Innenskelett der Zelle, das nach Aufhören der Kontraktion die Zelle zwingt, zu ihrer Ausgangsform zurückzukehren, die morphologische Grundlage der inneren Elastizität des Muskels. Die elastische Beschaffenheit — natürlich physikalisch gesprochen, nicht chemisch im Sinne von Elastin — der Fibrillen geht ohne weiteres aus der Betrachtung der gestreckten und kontrahierten Muskelzelle hervor. Während die contractilen Muskelfibrillen in beiden Zuständen stets gestreckt verlaufen, also verkürzbar sind, sind die Skelettfibrillen, wie ihre Funktion erfordert, in ihrer Länge konstant, und dementsprechend verlaufen sie in der kontrahierten Zelle geschlängelt. Ich glaube aber, daß es auch gar keines ausführlichen Beweises für die zellbiologische Bedeutung des Fibrillensystems als inneres elastisches Skelett der Muskelzelle bedarf; ein Blick auf die Gesamtheit der Befunde zwingt diese Interpretation geradezu auf. Man betrachte die schematisierte Figur 19, die einen Ausschnitt aus einer Muskelzelle darstellt, die in der Mitte des Markbeutels halbiert ist, so daß man oben eine Querschnittsfläche vor sich hat; außerdem ist aus der Seitenwand der Zelle ein Fenster von der Breite der contractilen Rinde ausgeschnitten gedacht. So im Zusammenhang betrachtet erkennt man, daß das Fibrillensystem in seiner Anordnung in vollkommenster Weise den Anforderungen an ein die Beständigkeit der Form garantierendes Gerüst genügt: Die radiär auf den Kern orientierten und hier ineinander verschränkten Strebestützen, die der Kompression des Markbeutelinhalts entgegenarbeiten, die parallelen Randfibrillen, die die Markbeutelwand wie Haltebänder versteifen und gemeinsam mit den Quersprossen der Querfibrillen das Mark

der Spindel gegen die Kompression seitens der contractilen Rinde schützen, das besonders gefestigte Gitterwerk in den plasmatischen Zwischenscheiben der Rinde, das nach Aufhören der seinen Widerstand überwindenden Kontraktion eine energische Streckung der contractilen Platte bewirken muß! Ich glaube, daß eine den vorhandenen mechanischen Bedürfnissen besser entsprechende Konstruktion kaum gefunden werden kann und daß hier innerhalb der Zelle ein mechanisches System vorliegt, das an Zweckmäßigkeit wohl nicht dem von Roux (1895) in seiner berühmten Abhandlung analysierten Bau der Delphinflosse nachsteht. Die weiteren Funktionen, die unser Zellskelett auch noch außerhalb der Zelle erfüllt, sind natürlich Besonderheiten, die durch die speziellen Verhältnisse des Objekts bedingt sind: Die Insertion an der Cuticula durch die mechanischen Bedürfnisse des Hautmuskelschlauchs, das Verhalten in und außerhalb der Markbeutelfortsätze durch die Eigenart der Innervierung, das Übertreten von einer Zelle in die andre durch das fast vollständige Fehlen des sonst die Muskelzellen zusammenfassenden Bindegewebes.

Koltzoff hat bereits den Versuch gemacht, wenn auch mehr andeutungsweise, seinen Gedankengang auf die verschiedenen Arten contractiler Elemente auszudehnen. Es ist ja auch selbstverständlich, daß, wenn das Prinzip richtig ist, für alle contractilen Elemente die entsprechenden Skelettstrukturen nachgewiesen werden müssen, so wie es hier für *Ascaris* geschah. Wie Koltzoff speziell für die Muskelzellen es sich vorstellt, scheint mir allerdings nicht richtig zu sein. Er sucht nämlich die Skelettelemente, wenigstens vielfach, in den Fibrillen, die man bisher für den Sitz der Kontraktion hielt. Ich glaube, daß dieser Weg nicht gangbar ist, daß vielmehr in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle das, was man allgemein als contractile Fibrillen in den Muskelzellen betrachtet, es auch wirklich sind. Die Skelettfibrillen aber muß man zwischen diesen suchen, in einer Anordnung, die wohl stets analog den Verhältnissen bei *Ascaris* ist. Ganz leicht wird das allerdings nicht sein, denn gerade diese feinsten Fibrillen zeichnen sich dadurch aus, daß sie nur mit besonders subtilen Methoden oder durch zufällige Imprägnationen darstellbar sind. Trotzdem glaube ich, daß auch schon jetzt einige Anhaltspunkte für ihr Vorhandensein vorliegen, und will deshalb zum Schluß dieses Abschnittes noch kurz einige Beispiele anführen, die ich, und wohl sicher mit Recht, für die Illustration des gleichen Prinzips in Anspruch nehme.

Am klarsten liegt das Prinzip wohl für das einfache contractile Plasma der Protozoenzelle wie der Flimmerelemente. Hier kann der Nachweis der elastischen Skelettfibrillen wohl als allgemein erbracht angesehen werden. Nähere Erörterungen darüber finden sich bei Koltzoff für die Spermiengeißeln, bei Goldschmidt (1907) für die Protistengeißeln, bei Ehrhard (1910) für die Flimmerzellen, bei Prowazek (1909) für den Randfaden undulierender Membranen und ähnliche Strukturen. Koltzoff weist auf ein Spiralband der Euglenen hin, und man geht wohl nicht fehl, wenn man die sogenannten Myoneme der Gregarinen ebenfalls hierher rechnet. Dagegen kann ich Koltzoff nicht zustimmen, wenn er die Myoneme der Infusorien als Skelettfäden in Anspruch nimmt. Hier haben wir vielmehr zum erstenmal echte Muskelfibrillen vor uns, deren verschiedene Kontraktionszustände leicht zu beobachten sind. Aber es fehlt auch nicht an echten Skelettfibrillen. Neresheimer (1903) entdeckte bei *Stentor* ein merkwürdiges Fibrillensystem, welches im wesentlichen die gleiche Anordnung hat wie die Myoneme. Neresheimer hielt es für am wahrscheinlichsten, daß hier nervöse Elemente vorliegen, und bezeichnet sie als Neurophane. Schröder (1906) widersprach Neresheimers Schilderung und leugnete die Existenz dieser Gebilde. Zweifellos mit Unrecht, da ich selbst an Neresheimers Präparaten mich von der Richtigkeit seiner Darstellung sowohl bei *Stentor* wie bei *Spirostomum* überzeugte. Neuerdings sind übrigens die gleichen Strukturen bei einem andern sehr contractilen Infusor, *Trachelocerca*, von Lebedew (1908) nachgewiesen worden. Auch hier konnte ich mich selbst von der Richtigkeit der Darstellung überzeugen. Es kann nun, glaube ich, kein Zweifel darüber bestehen, daß diese Neurophane die elastischen Antagonisten der Myoneme sind, ein Zellskelett darstellen, wie es das Koltzoffsche Prinzip erfordert. Vielleicht könnten für die Infusorien auch noch manche von den Strukturen namhaft gemacht werden, die Prowazek (1903) als fibrilläre Differenzierungen beschrieb.

Für die Metazoenzelle sind die Erfahrungen allerdings noch sehr geringe. Im Zusammenhang mit der Kontraktion nahestehenden Plasmabewegungen lassen sich allerdings Skelettstrukturen jetzt schon in vielen Fällen aufzeigen. Abgesehen von den Achsenfäden der Cilien sind da vor allem zu nennen die sog. Strahlungen in ruhenden Zellen, die den Strahlungen bei der Zellteilung zwar wohl physikalisch gleichwertig sind (Gelbildung im Zusammenhang mit dem Centrosom), aber sonst nichts mit »Teilungsorganen« zu tun

haben. Die Strahlungen der Leukocyten sind eben nichts andres als die festen Achsen der Protozoenaxopodien, die ja auch auf ein Centralkorn orientiert sein können (Heliozoen, SCHAUDINN), oder für jedes Psendopod neu gebildet werden (Mastigamoeben, GOLDSCHMIDT), Wie sich diese Strahlen zu den Pseudopodien bei Leukocyten nach Achsenfadenart verhalten, zeigen besonders schön die neuen Studien von JOSEPH (1909). Wo man solche Strahlenfiguren in ruhenden Zellen findet, dürfte es leicht sein, den Zusammenhang mit Plasmabewegungen festzustellen. Es erscheint so z. B. durchaus begreiflich, daß gerade den Pigmentzellen ein besonders schönes solches Skelett zukommt, das als feste Gleitbahnen für die Plasmaströmungen funktioniert (s. FRANZ [1908]). Es wäre interessant, diese Frage weiter zu verfolgen und die Beziehungen zu den Strahlungserscheinungen bei der Zellteilung zu erörtern. Wie ich sie mir vorstelle, ist aus dem Vorhergehenden ja leicht abzuleiten, ein näheres Eingehen muß ich mir aber hier versagen, um nicht zu weit vom eigentlichen Gegenstand abzukommen.

Für die echten Muskelzellen ist das Skelett aber noch lange nicht genügend festgestellt. Ich glaube aber im Gegensatz zu KOLTZOFF, daß es stets unabhängig von den contractilen Myofibrillen nachgewiesen werden wird. Von mir bekannten Angaben möchte ich vor der Hand nur dic von BARFURTH (1891) entdeckten nnd von HEIDENHAIN (1901) so benannten Grenzfibrillen der glatten Muskelzellen der Wirbeltiere in Anspruch nehmen und für quergestreifte Muskelzellen vor allem die merkwürdigen Netzstrukturen, die VERATTI (1902) zuerst beschrieb. Diese Andeutungen mögen genügen; es liegt hier sicher noch ein weites Arbeitsfeld vor.

4. Skelettfibrillen und Chromidialapparat.

In meiner im Jahre 1904 erschienenen Arbeit über den Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen habe ich den Versuch unternommen, eine Anzahl von Tatsachen der Zellbiologie unter einheitlichem Gesichtspunkt aufzufassen und als Ausdruck einer größeren Gesetzmäßigkeit verständlich zu machen. Ich ging dabei hauptsächlich von Befunden an denselben Muskelzellen von *Ascaris* aus, die auch in diesem Aufsatz behandelt werden. In neuerer Zeit hat sich nun VEJDOVSKY (1907) mit diesen letzteren Befunden kritisch beschäftigt und glaubt sie in andrer Weise deuten zu können. Seinen Argumentationen, die bereits bei DOBELL (1909) An-

klang gefunden haben, möchte ich hier entgegentreten. VEJDOVSKY geht aus von der Anschauung, daß die verschiedenen in wachsenden Eizellen vorgefundenen Strukturen, wie Archoplasmaschleifen usw., Reste von primären Sphärenstrahlen darstellen. (Daß diese Anschauung sich ebensowenig wie bei den vielen andren bekannten Objekten aus der Ovogenese der Oligochaeten ableiten läßt, wird von andrer Seite gezeigt werden. Daher glaubt er auch Strukturen von Gewebszellen, die eine Art von Centrierung um den Kern aufweisen, in gleichem Sinne deuten zu müssen. Er findet nun in den Muskelzellen von *Ascaris ensicaudata* ein System von geradlinig und radiär ausgespannten Fibrillen, die als Skelett der Zelle aufzufassen sind. Da ihre Anordnung eine gewisse Ähnlichkeit mit der meines Chromidialapparates hat, so glaubt VEJDOVSKY, daß die beiden Strukturen identisch seien. Das Bild des Chromidialapparates sei ein Artefakt, hervorgerufen durch schlechte Fixierung bzw. durch die starke Verkürzung bei dem von mir verwandten Tetanisieren. Ich hatte zwar im einzelnen gezeigt, daß der Chromidialapparat von jenem Stützfibrillensystem unabhängig neben ihm existiert, VEJDOVSKY vermißt aber Abbildungen, die beides nebeneinander zeigen. Ich muß daher jetzt zeigen, daß das oben geschilderte Fibrillensystem vom Chromidialapparat unabhängig ist, letzterer nicht ein Artefakt von Sphärenstrahlen darstellt und daß meine früheren Interpretationen zu Recht bestehen.

Zunächst die Frage des Artefakts. Ich kann versichern, daß meine Präparate nicht nur gut, sondern teilweise hervorragend fixiert sind und die feinsten Stukturelemente aller Organsysteme in der schönsten Erhaltung zeigen. Ich habe seit jener Zeit hunderte von Serien durch Teile von *Ascaris* angefertigt, sie haben mir immer wieder das gleiche gezeigt. In der Allgemeinheit ist der Einwurf des Artefakts gänzlich unhaltbar. In seiner speziellen Ausführung hat er allerdings zunächst etwas Bestechendes an sich. VEJDOVSKY meint, daß durch gewaltsame Kontraktionen die Skelettfibrillen zerrissen seien und so das Bild der isolierten Chromidialfäden zu erklären sei. Die Vermehrung der Fäden bei Tetanus sei nur eine scheinbare, indem durch die starke Kontraktion die Fäden ineinandergeschoben wurden. Diese Einwände hätten sich allerdings schon leicht auf Grund der Angaben meiner ursprünglichen Arbeit widerlegen lassen. Abgesehen davon, daß ich das Bild des Chromidialapparats an nicht kontrahierten, ja sogar gestreckten Zellen stets in gleicher Weise finde, ferner verschiedene Stadien seiner

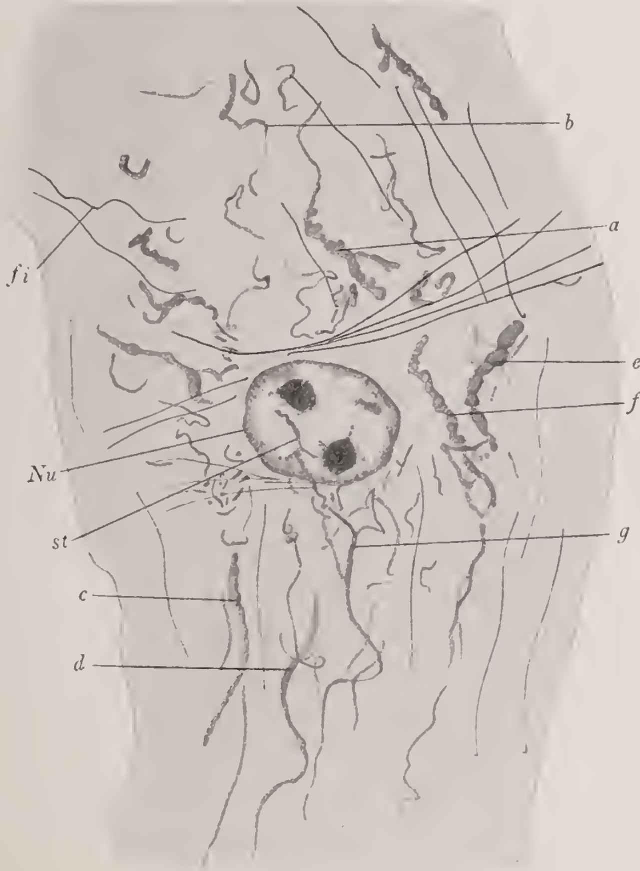
Ausbildung, wurde die Vermehrung der Fäden nicht nur durch Tetanus erzielt, sondern auch durch intensive Arbeit nach Alkoholreizung, wobei irgend eine Verkürzung des Tieres ja nicht eintritt. Sodann, selbst wenn die Erklärung für die anfängliche Zunahme zutreffend wäre, wie kann sie erklären, daß bei dauernder Reizung bei sonst durchaus lebensfähigen Tieren die Strukturen völlig verschwinden? Allein, dieses Ergebnis des Experiments genügt schon, um VEJDOVSKYS Auffassung zu widerlegen. Besonders klar wird aber ihre Unhaltbarkeit, wenn wir die Verhältnisse im Oesophagus in Betracht ziehen, auf die ich mich vorwiegend stützte. Der Oesophagus ist ja überhaupt nicht in der Längsrichtung contractil; daß er in der radiären Richtung in meinen Objekten nicht kontrahiert ist, zeigt ein Blick auf Fig. 1, Tafel I meiner Arbeit von 1904, VEJDOVSKYS Einwurf ist hier also gänzlich unmöglich. Hier an den Oesophaguszellen läßt sich aber auch nach den verschiedenen Richtungen hin die vollständige Verschiedenheit von Skelett und Chromidialapparat demonstrieren. Ein Skelett muß natürlich überall zwischen der Muskulatur vorhanden sein, während ich für den Chromidialapparat ausführlich beschrieb, wie er sich nur in der Nähe des Kerns befindet. Damals besaß ich keine schönen Bilder von den Skelettfibrillen in den Oesophaguszellen, in dieser Arbeit sind sie aber ausführlich beschrieben, und da springt ihre völlige Verschiedenheit vom Chromidialapparat deutlich in die Augen. Abgesehen von den gleich zu besprechenden Strukturunterschieden zeigt sich da die prinzipielle Differenz in mehreren Punkten. Wie früher beschrieben, finden sich die Chromidialstränge nur in der Plasmaansammlung um den Kern und in den nächstliegenden Partien, während die Skelettfibrillen sämtliche Muskelbündel begleiten, auch die in der Nähe des Kerns gelegenen, zwischen denen auch Chromidialfäden verlaufen. Ihrer Funktion entsprechend inserieren die Skelettfibrillen, wie oben geschildert, beiderseits an der Cuticula, von dem Chromidialapparat wurde aber früher ausführlich geschildert, daß seine Fäden stets unter der Cuticula umbiegen und nie dort inserieren. Auch tinktorielle Verschiedenheiten sind vorhanden, wenn ich auch selbst Färbungsdifferenzen für morphologische Vergleiche für irrelevant halte. Es ist aber doch bemerkenswert, daß man mit allen möglichen Methoden den Chromidialapparat zeigen kann, während die Skelettfibrillen vollständig ungefärbt bleiben und eine besondere Technik erfordern. Sind letztere gefärbt, dann ist es allerdings auch der Chromidialapparat, eine Verwechslung aber ausgeschlossen, wie ein Blick auf

Fig. 4, Tafel VI lehrt, die Skelettfibrillen und Chromidialapparat im gleichen Bild zeigt.

Aber auch in ihrer Struktur zeigen Chromidialfäden und Skelettfibrillen eine prinzipielle Differenz. Letztere sind stets haarscharf gezogene, homogene Fibrillen oder, wenn sie stärker sind, Fibrillenbündel. Es ist dies auch schon daraus klar, daß Apáthy sie als Neurofibrillen in Anspruch nahm, was er bei andrer Struktur sicher nicht getan hätte. Anders die Chromidialfäden. Ich habe früher ausführlich geschildert, wie ihre Struktur in verschiedenen Zuständen wechseln kann, wie dickere Fäden meist wundervoll vacuolisiert erscheinen, eine körnige Grundsubstanz besitzen und in keiner Weise fibrillär strukturiert sind. Ich habe das gleiche hundertfach wiedergefunden und besonders schöne Bilder der Vacuolisation in vielen tadellos fixierten Präparaten. Um Vejdovskys Desiderat zu erfüllen, sei nun auch ein Bild gegeben, das zeigt, wie Skelettfibrillen und Chromidialapparat in der gleichen Zelle so ganz verschiedenartig aussehen, und zwar wähle ich eine große Körpermuskelzelle von *megalocephala*, in denen der Chromidialapparat viel seltener aufzufinden ist als in den früher von mir behandelten Zellarten (s. auch Fig. 4 vom Oesophagus). In Fig. 6, Taf. VI ist mit möglichster Genauigkeit ein Stück aus dem Markbeutelplasma einer solchen Zelle bei starker Vergrößerung dargestellt. Das Skelett dieser Zelle entspricht genau dem in dieser Arbeit geschilderten. Eine der radiären Markbeutelfibrillen läuft senkrecht durch das abgebildete Stück des protoplasmatischen Wabenwerks, im Präparat genau so haarscharf und schwarz (richtiger blauschwarz) gefärbt wie in der Abbildung. Die Zelle besitzt einen Chromidialapparat, der weniger aus gewundenen Fäden als einem Netz zusammenhängender wurstförmiger Schollen besteht. Von ihnen liegen eine Anzahl mit der für dicke Teile des Chromidialapparats charakteristischen vacuolisierten Struktur im Bild. Ich glaube, es bedarf keiner besonderen Versicherung, daß diese beiden Strukturen unabhängig voneinander sind. Daß die gleiche Unabhängigkeit aber auch für meine früheren Objekte besteht, sei außer dem Oesophagusbild (Fig. 4) auch noch durch nebenstehende Textfig. A erläutert. Sie stellt dasselbe Bild dar, das in meiner Arbeit von 1904 als Fig. 21 reproduziert ist. Ich erwähnte damals, daß die Skelettfibrillen bei jener Färbung auch sichtbar sind, sich aber nur blaß vom Untergrund abheben. Ich habe sie nun, so gut es möglich war, nach dem gleichen, völlig unveränderten Präparat eingezeichnet, und zwar um die Reproduktion zu ermöglichen, schwarz. (In Wirklichkeit sind sie, wie

erwähnt, blaß.) Sie verhalten sich, wie die Abbildung zeigt, ebenso wie die in dieser Arbeit beschriebenen Skelettfibrillen und haben mit dem prachtvollen Chromidialapparat dieser Zelle nicht das geringste

Textfig. A.



Teil des Plasma einer Riesenmuskelzelle aus dem Hinterende von *Ascaris* mit Chromidialapparat und Skelettfibrillen.

gemein. Ich glaube, daß auf Grund dieser Daten VEJDOVSKYS Einwände als widerlegt betrachtet werden können, und da sein Versuch, auch auf die Darmzellen von *Ascaris* die gleichen Argumente anzuwenden, durch die Untersuchungen von EHRLICH (1909) als nicht durchführbar erwiesen wurde, glaube ich, daß meine Untersuchungen

über den Chromidialapparat der *Ascaris*-Zelle immer noch auf guter Basis stehen.

Auf eine Kritik der Anschauungen, die VEJDOVSKY an Stelle der Lehre vom Chromidialapparat setzen möchte, seine Lehre von den Sphären, möchte ich hier nicht eingehen, da es zu weit vom Gegenstand abführen würde. Nur darauf möchte ich hinweisen, daß an der Stelle, wo jener, mein Gedankengang seine Feuerprobe bestehen muß, bei den Geschlechts-Embryonal- und Drüsenzellen, seine Richtigkeit sich immer mehr erweist. Die Lehre vom Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen besagt ganz allgemein, daß alle lebhaften Stoffwechselvorgänge sowohl wie formativen Tätigkeiten der Zelle eingeleitet werden durch Austritt von Kernchromatin ins Plasma, wo dann das Chromatin entweder direkt durch chemische Umwandlung oder indirekt durch Lieferung der bei seinem Zerfall freiwerdenden Energie den betreffenden Stoffwechsel- oder formativen Vorgang ermöglicht[1]. Also jede Herstellung von spezifischen Zellprodukten, wie Drüsensekret, Eidotter, Pigment, Materialien zur Bildung von Skelett-Myo-Neurofibrillen, ist in dieser oder jener Weise auf eine Chromidienbildung zurückzuführen. Eine selbstverständliche Folge dieser Anschauung ist, daß die Chromidien nur direkt nach ihrem Austritt Chromatin darstellen, nachher aber je nach ihrer Funktion gründlichere oder geringere chemische Umwandlungen und Abbau erfahren. Für die vergleichend morphologische Betrachtung ist die sekundäre chemische Beschaffenheit gleichgültig; ist die ursprüngliche Herkunft aus Kernmatrial gesichert, so hindert eine verschiedenartige chemische Beschaffenheit nicht im geringsten, unter dem vergleichend-morphologischen Begriff des Chromidialapparates alle jene von mir früher benannten Strukturelemente zu betrachten. Damit wäre aber eine große Vereinfachung der Zellbiologie gewonnen, trotz des mannigfachen Ausdrucks, in dem sich die Gesetzmäßigkeit manifestiert.

Betrachtet man objektiv die zahlreichen Tatsachen, die ich in meiner Arbeit von 1904 anführte, sowie das große neu hinzu-

---

[1] Vgl. dazu folgenden Satz von TOWER 1906, der den morphologischen Gegnern der Chromidienlehre zu denken geben sollte: »From the investigations in physiological chemistry it is rapidly becoming more and more certain, that all organic products of the body are directly or indirectly the product of the chemical activity of the nuclear material. At the present time there are known a great variety of purely chemical processes and products originating from the chromatin...«

gekommene Material, so kann man sich der Anschauung unmöglich verschließen, daß jener Gedankengang das Richtige trifft. Ganz absehen kann ich von Drüsenzellen. Für sie kann niemand mehr bezweifeln, daß der Chromidienaustritt die Sekretbildungen einleitet, mögen die Details ihrer Anteilnahme beim Aufbau der charakteristischen funktionellen Strukturen, wie Basalfilamente usw., noch so strittig sein. MAZIARSKI (1910) hat in seiner demnächst erscheinenden gründlichen Arbeit die Literatur darüber so erschöpfend behandelt und selbst so überwältigendes Material beigebracht, daß ich selbst nicht weiter darauf einzugehen brauche. Überdies wird bald von andrer Seite Weiteres darüber mitgeteilt werden. Auch in bezug auf die Pigmentbildung kann ich auf die schönen Untersuchungen von MEIROWSKY (1908) hinweisen, wo auch die weitere Literatur zu finden ist. Für eine merkwürdige Form der Drüsensekretion, die Nesselkapselbildung, ist ebenfalls die Richtigkeit der Chromidienlehre unabhängig voneinander von WASSILIEFF (1907) und MOROFF (1909) gezeigt worden. Das Hauptinteresse aber heftet sich an die Ergebnisse der Mitochondrienforschung. Man kann es wohl als gesichert betrachten, daß überall da, wo die Zelle formative Leistungen zu erfüllen hat, die Mitochondrien aufzutreten beginnen. Die Ausbildung des spezifischen Zellskeletts der Spermatozoen geht von den Mitochondrien aus, wie KOLTZOFF (1906, 1908) vor allem nachwies. Das gleiche gilt für Myofibrillen und Neurofibrillen nach den Untersuchungen von MEVES (1908) und DUESBERG (1910). Die Allgemeingültigkeit der Chromidienlehre hängt daher zu recht großem Teil vom Nachweis ab, daß die Mitochondrien, Chondriokonten usw. aus Chromidien hervorgehen — wohlverstanden, nicht Chromidien sind —, somit zum Begriff des Chromidialapparats gehören. Ich erachte diesen Beweis für vollständig erbracht. Zwar liegen viel mehr negative als positive Befunde in dieser Beziehung vor; aber man möge sich doch einmal darüber klar werden, daß niemals negative Befunde positive widerlegen können. Der Austritt der Chromidien ist jedenfalls ein osmotischer Vorgang, und es ist deshalb sicher nicht leicht, ihn in jedem einzelnen Fall sichtbar zu machen. Bei manchen Objekten, wie in der Spermatogenese, scheint der Prozeß sehr schnell zu verlaufen und ist daher schwer zu finden. Wenn man aber z. B. bei einem Ei, bei dem, wie so häufig, die zweite Reifeteilung sehr schnell verläuft, sie nicht auffinden kann, darf man dann schließen, daß sie fehlt? Ebenso ist es mit den Mitochondrien. Ein positiver Befund widerlegt alle negativen, und deshalb kann ich allen negativen Ergebnissen von vor allem MEVES und

seinen Schülern, keinerlei Beweiskraft zuerkennen. Wenn, wie mir sicher eingewandt werden wird, viele der positiven Ergebnisse von Angehörigen des Münchner Institutes stammen, so hat dies eben darin seinen Grund, daß derjenige, der das Auffinden einer Erscheinung für möglich hält, mit ganz andrer Intensität nach ihr sucht als der, der von vornherein von ihrer Unmöglichkeit überzeugt ist.

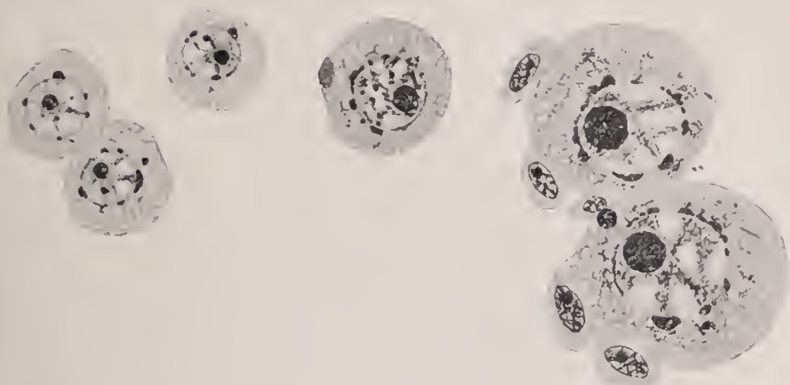
Textfig. B.

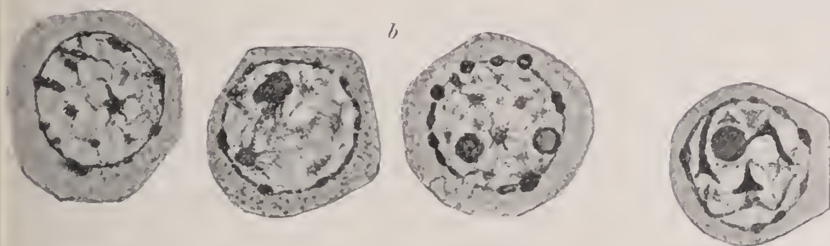


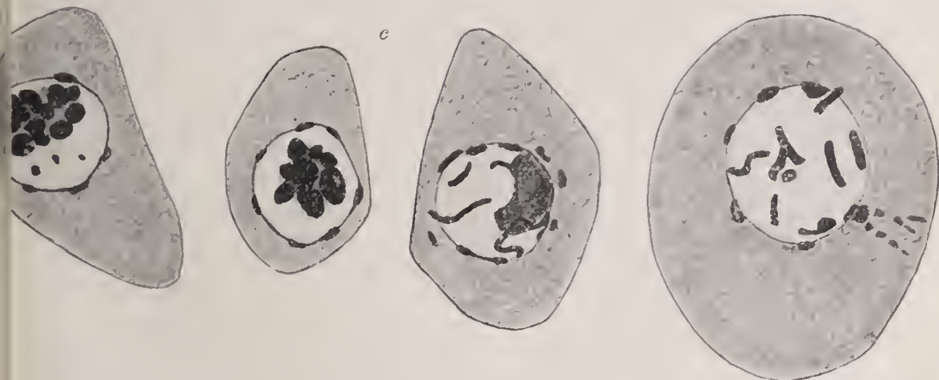
Zwei aufeinanderfolgende Stadien der Chromidien- (Mitochondrien-, Pseudochromosomen-) bildung im Bukettstadium der *Proteus*-Ovogonien (nach JÖRGENSEN).

Was speziell die Mitochondrien der Geschlechtszellen betrifft, so wird wohl die Anerkennung ihrer Chromidiennatur dadurch erschwert, daß der Austritt der Chromidien in verschiedenen Perioden und beim gleichen Objekt zu verschiedenen Zeiten erfolgen kann. Ich glaubte früher, daß er hauptsächlich auf die Periode der Synapsis lokalisiert sei. Das hat sich allerdings als irrig erwiesen. Wohl aber ist diese Periode, speziell das Bukettstadium, besonders geeignet, um den Chromidienaustritt zu beobachten. Für dieses Stadium liegen dann auch meiner Ansicht nach unwiderlegliche positive Beobachtungen

Textfig. C.







a. Austritt der Chromidien in den Ovocyten einer *Tunicate* (nach SCHAXEL). *b.* Desgl. von einem Copepoden (nach MOROFF). *c.* Desgl. von einer *Aphide* (nach ARAGAO).

vor. Auf den bedeutungsvollen Fall des *Actinosphaerium* (HERTWIG 1908, GOLDSCHMIDT und POPOFF 1907) möchte ich hinweisen; eben-

so auf die einwandfreien Beobachtungen von Popoff (1906), sodann die schönen Befunde von Wassilieff (1907), deren unbedingte Beweiskraft für den, der die Präparate kennt, die noch viel klarer sind als die Zeichnungen, keinem Zweifel unterliegen kann. Duesbergs (1907) ohne eigene Kenntnis des Objekts unternommener Versuch, die Befunde umzudeuten, ist durchaus hinfällig. Inzwischen hat aber auch Buchner (1909) für andre Objekte auf das schönste die Beobachtungen Wassilieffs bestätigt. Wohl das glänzendste Beispiel, das mir bisher zu Gesicht gekommen, wurde aber von Dr. Jörgensen bei *Proteus* gefunden. Der Liebenswürdigkeit des Kollegen verdanke ich die Möglichkeit, nebenstehend eine Abbildung aus seiner demnächst anderwärts erscheinenden Abhandlung zu veröffentlichen (Fig. B). Es gelang ihm, eine Zelle zu finden, die gerade im Moment des Abströmens der Chromatinmassen von den polaren Enden der Bukettschleifen fixiert wurde. Man sieht nun die im Plasma liegenden Mitochondrienknäuelfäden noch als direkte Fortsetzungen der Bukettschleifenenden. Ich glaube, dagegen dürfte selbst der bequemste aller Einwände, der des Artefakts, versagen.

In der Ovogenese findet der Chromidienaustritt vielfach zu Beginn der Wachstumsperiode in einer überaus charakteristischen Form statt, nämlich in Tropfen, die auf der ganzen Kernoberfläche hindurch diffundieren und den Kern wie mit Perlen besetzt erscheinen lassen, von denen man vielfach nicht sagen kann, ob sie innerhalb oder außerhalb der Membran liegen. Ob bei diesen Formen ein Bukettstadium fehlt, oder ob ein bestimmter Zusammenhang zwischen den beiden Arten des Chromidienaustritts besteht, kann vor der Hand noch nicht festgestellt werden. Jedenfalls ist diese Form des Chromidienaustritts eine weit verbreitete und auch in älteren Arbeiten geschilderte; ich erinnere z. B. an die Bilder, die Miss Stevens (1903) von *Sagitta* gab. Nebenstehend habe ich drei Fälle aus verschiedenen Gruppen des Tierreichs abgebildet, von deren Zuverlässigkeit ich mich selbst überzeugen konnte. Fig. C*a* stammt von einer *Tunicate* nach Schaxel (1910); Fig. C*b* von einem Copepoden nach Moroff (1909), an dessen mir liebenswürdigst von ihm gesandten Präparaten ich mich leicht von der Richtigkeit seiner Angaben überzeugen konnte; Fig. C*c* bezieht sich auf eine *Aphide* und wurde mir von Dr. H. de Beaurepaire Aragao nach noch unveröffentlichten Untersuchungen freundlichst zur Verfügung gestellt. Es wäre interessant zu wissen, wie Vejdovskys Sphärenplasmahypothese solchen Befunden gerecht werden wollte. Das weitere Schicksal all dieser

Chromidien ist die bekannte Anteilnahme an der Dotterbildung, die zahllose Male untersucht wurde (s. VAN DER STRICHT 1909).

Aber auch während der Wachstumsperiode kann noch ein Chromatinaustritt stattfinden. Mir begegnete ein solcher, durchaus klarer Fall bei *Zoogonus* (GOLDSCHMIDT 1905), außerdem sprechen zahlreiche Befunde an Eiern mit großen Keimbläschen dafür. Doch sind hier weitere Untersuchungen nötig. Wohl am unsichersten ist bisher noch der Nachweis der Chromidiennatur für die Mitochondrien, die sich schon in den Spermatogonien finden, was häufig der Fall ist. BUCHNER (1909) hat bei *Gryllotalpa* Befunde gemacht, die eine chromidiale Natur auch dieser Strukturen wahrscheinlich machen, doch kann dieser Punkt bis jetzt noch nicht als erledigt angesehen werden.

Einem Einwand möchte ich noch begegnen, der gelegentlich gegen die chromidiale Natur der Mitochondrien geltend gemacht wurde, daß nämlich ihre große Masse es unmöglich mache, daß sie aus dem Kern stammen. Einmal habe ich nun schon in meiner Arbeit über den Chromidialapparat darauf hingewiesen, daß gerade solche langen fädigen Gebilde wie die Chondriomiten leicht aus einem kleinen Tröpfchen entstehen können, wie das Beispiel der Myelinfiguren und der Heptylaminseifen beweist. Was aber hindert uns sodann anzunehmen, daß Mitochondria im Plasma assimiliert und sich vermehrt? Ja, das paßt sogar besonders gut zu der Annahme der chromidialen Natur. Bei den Protozoen, die im Plasma diffuses Chromatin besitzen, wie die Thalamophoren, Chromatin, aus dem bekanntlich die Sekundärkerne entstehen, ist dieses »Chromidialnetz« sehr wohl imstande, zu assimilieren, zu wachsen, ja sogar Reservestoffe zu bilden.

Liegen nun für die Mitochondrien der Geschlechtszellen eine ganze Anzahl zuverlässiger positiver Befunde zu gunsten ihrer Chromidialnatur vor, so fehlt es auch für das erst ganz neuerdings erschlossene Gebiet der Beteiligung der Mitochondrien — Chondriokonten — an der embryonalen Bildung des Muskel- nud Nervengewebes nicht an Hinweisen auf die Berechtigung der Anwendung der gleichen Gesichtspunkte, wenn auch im Hinblick auf die frische Erschließung dieses Forschungsgebietes noch wenig Material vorliegt. DUESBERG (1910) beweist die Entstehung der Myofibrillen aus Chondriokonten, hält letztere aber mit MEVES für plasmatische Gebilde. MEVES (1908) hat den gleichen Beweis für die Neurofibrillen erbracht. MOROFF (1909b) aber findet bei der Entwicklung der Muskelzellen eine Chromidienbildung, und die Chromidien verhalten sich dann bei der Bildung der Fibrillen wie die Chondriokonten, d. h. letztere sind

chromidialer Natur. Aber auch für die Mevesschen Angaben der Neurofibrillenbildung aus Chondriokonten gibt es das entsprechende Gegenstück. Ich glaube es in den trefflichen Studien Scotts (1899) über die Entwicklung der Nervenzellen sehen zu dürfen. Scott wies auf das einwandfreieste mit allen Hilfsmitteln der Mikrochemie nach, daß in den embryonalen Nervenzellen in einem gewissen Stadium das Basichromatin aus dem Kern austritt und dann dem Kern in der für alle solche Fälle charakteristischen Weise angelagert ist. Er leitet aus diesem Chromatin die Nisslschollen ab. Nun entsprechen seine Bilder aber genau den Stadien, in denen nach Meves sich die Chondriokonten finden, um die Neurofibrillen zu bilden. Und so zweifle ich nicht daran, daß Scotts Basichromatin es ist, das sich in die Chondriokonten umbildet, unter Verlust seiner Chromatizität. Ein Teil davon könnte immerhin als Nisslsubstanz erhalten bleiben. Es lohnte sich wohl, bei neuen Untersuchungen diesen Punkt im Auge zu behalten.

Zum Schluß noch ein Wort über die Protozoenzelle. Den Kerndualismus will ich dabei ganz aus dem Spiel lassen; es ist der Chromidienlehre besser, wenn sie unabhängig von jener Abstraktion behandelt wird, die ja eine Hypothese darstellt, die sich die Erklärung eines viel weiteren Gebietes zur Aufgabe setzt. Für den mit der Protozoenzelle Vertrauten — leider bei den Cytologen nicht die Regel — ist es ein sozusagen selbstverständlicher Gedanke, daß es Kernelemente sind, die die formativen Strukturen der Zelle hervorbringen. Ich verweise nur auf den kürzlich erschienenen Aufsatz von Prowazek (1909), auf die Befunde von Entz (1909) über den nucleären Ursprung der Cilienbasalstrukturen, auf die Angaben von Kuschakewitsch (1907) über die Beteiligung von restierenden Chromidien bei der Bildung der Sporodukte der Gregarinen sowie die ganze neue Blepharoblastliteratur der Hartmannschen Schule (sämtlich im Archiv f. Protistenkunde) (s. Hartmann u. Prowazek 1907). Überblickt man nun aber vom Standpunkte der gesamten Zellbiologie, nicht von einem engumgrenzten Kreis von Einzeltatsachen aus das vorliegende Material, so kann man mit gutem Gewissen sagen, daß die Lehre vom Chromidialapparat alle Aussicht hat, auf die Dauer vor der Kritik zu bestehen.

Nachtrag.

Nachdem vorliegendes Manuskript, über dessen Inhalt ich bereits vor mehr als einem Jahre hier in München vorgetragen habe, zum Druck

geschickt war, erschien eine Arbeit von Dr. Fr. Bilek, einem Schüler von Vejdovsky, über die fibrillären Strukturen in den Muskel- und Darmzellen der Ascariden. (Z. wiss. Zool. Bd. 93, 4. Heft.) Sie ist bestimmt, die oben zitierten Anschauungen Vejdovskys näher auszuführen. Verf. glaubt nachweisen zu können, daß das Skelett der Muskelzelle nur in der von Vejdovsky angegebenen Art vorhanden ist, und unterzieht die abweichenden Angaben von Apáthy, Schneider, und mir einer sehr abfälligen Kritik. Ich brauche nicht näher darauf einzugehen, da im vorstehenden ja schon alles, was Herr Bilek nach Vejdovsky wiederholt, widerlegt ist. Nur ein paar Punkte seien hervorgehoben, um zu zeigen, wie wenig Bilek von dem Vorhandenen gesehen hat.

Von dem typischen Verhalten der Stützfibrillen in der contractilen Rinde, das übereinstimmend von Apáthy, Schneider und mir geschildert wurde, hat er nur das Allergröbste sehen können. Ganz unglaublicherweise leugnet er den Austritt der Fibrillen in die Subcuticula, der schon von Rohde mit der einfachsten Technik entdeckt, von Apáthy mit wundervollen Bildern illustriert, von Schneider bestätigt und hier von mir wieder in allen Einzelheiten behandelt ist[1]. Die Begründung dafür wird allerdings sofort klar, wenn man die Abbildungen Bileks betrachtet. Sie zeigen nämlich, daß er die reinen Skelettfibrillen überhaupt nicht gesehen hat, sondern stets nur die plasmatischen Züge — er gebraucht selbst diesen Ausdruck —, die die Fibrillen enthalten. Die reingefärbten Fibrillen sehen aber so aus, wie Apáthys und meine Zeichnungen übereinstimmend zeigen. Bilek ist erstaunt, daß Apáthy und ich, ebenso wie Schneider, das schöne Fibrillenkörbchen um den Kern übersehen haben. Das, was er so nennt, haben wir sehr wohl gesehen, nur haben wir es richtig interpretiert als eine dichtere Zone wabigen Plasmas, die mit Fibrillen gar nichts zu tun hat: die wirklichen Fibrillen, die bei Bilek gar nicht vom Plasma differenziert sind, strahlen in diese Masse pinselförmig ein. Bileks Fig. 14 kann man direkt neben meine Fig. 11 legen. Meine Abbildung stellt das reine Fibrillenbild dar, Bileks völlig genaue Zeichnung das zugehörige Plasmabild ohne Differenzierung der Fibrillen. Daher auch Bileks Verwunderung darüber, daß wir besondere Methoden zur Darstellung der Fibrillen

[1] Ich bemerke, daß ich diesen Punkt wie alle wichtigen in vorstehender Arbeit besprochenen Tatsachen vor längerer Zeit im Biologischen Abend und in der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie öffentlich demonstrierte. Niemand sah in meinen Präparaten etwas andres als ich.

benötigen, während er sie mit den gewöhnlichen Methoden sieht. Hätten wir uns damit begnügt, Plasmazüge, die man, wie Bilek bemerkt, schon bei den nichtentparaffinierten Schnitten bei schwacher Vergrößerung sieht und die in groben Zügen dem Verlauf der Skelettfibrillen entsprechen, für die Skelettfibrillen zu halten, dann hätten wir es uns allerdings auch leichter machen können. Da bei Bilek Fibrillen und Plasma nicht differenziert sind, leugnet er die Wabenstruktur des Markbeutelplasmas, die Bütschli beschrieb, Apáthy bestätigte und die in meiner Fig. 6 genau wiedergegeben ist. Ich benutze eben diese Struktur wegen ihrer besonderen Klarheit als Demonstrationsobjekt für Anfänger. Wie alles, was Bilek nicht finden konnte, stellt sie natürlich ein Artefakt dar. Das gleiche gilt für die Verschiedenheit der Struktur im Markbeutel, die je nach dem Funktionszustand zu beobachten ist, die Apáthy beschrieb und ich bestätigen kann.

Die in dem Markbeutelfortsatz enthaltenen Fibrillen treten nach Bilek in den Längswülsten nicht aus, sondern endigen an der Zellmembran (?). Man vergleiche dazu meine Abbildungen von ihrem Austritt. Ja, die Markbeutelfortsätze verschmelzen nicht mit den Nervenfasern! Diese Tatsache ist seit bald 50 Jahren bekannt, wurde von neueren Untersuchern, von Rohde, Apáthy und Schneider, wie von mir bestätigt. Nach Bilek ist es eine abenteuerliche Deutung, bedingt durch schiefe Schnitte. Ich werde in meiner Nervensystemarbeit Bilder geben, die im Längsschnitt eine ganze Serie von solchen Verschmelzungspunkten hintereinander auf einer Nervenfaser zeigen. Diese Tatsache leugnen zu können, ist mir einfach unbegreiflich.

Apáthy beschrieb zwischen den Muskelzellen die sog. Interstitialmembran, Schneider auch das merkwürdige Bindegewebe auf den Markbeuteln, ich selbst in einer Arbeit im Zool. Anz., die Bilek gänzlich entgangen ist, das gleiche; es gelang mir dabei, den cellulären Charakter dieses Gewebes nachzuweisen: nichts ist charakteristischer als seine histologische Beschaffenheit. Bilek findet, daß Apáthys Angaben — deren Richtigkeit so leicht festzustellen ist — »sich als unhaltbare Deutungen von evidenten Kunstprodukten repräsentieren« (NB. Man kann dieses Kunstprodukt im Leben isolieren!) daß es »recht befremdend wirken muß«, daß Schneider ähnliches angab, und meine übereinstimmenden Beobachtungen waren ihm wie gesagt unbekannt. Nach ihm ist aber »der wahre Ursprung solcher Gebilde doch sehr einfach«. Es sind nämlich Niederschläge der Leibeshöhlenflüssigkeit. Merkwürdig scheint mir nur, daß sich auch ganze Zellkerne niederschlagen!

Es stehen somit in allen wesentlichen Punkten der *Ascaris*-Muskelhistologie auf der einen Seite die in allen Hauptpunkten des Tatsächlichen auf das genaueste übereinstimmenden Befunde von Apáthy, Schneider und mir, denen sich für gewisse Punkte noch Bütschli und Rohde zugesellen. Demgegenüber stehen zum größten Teil negative Ergebnisse Bileks, die nach seiner Ansicht beweisen, daß wir alle nur Artefakte vor uns hatten, austretende Fibrillen mit abgerissenen Fäserchen verwechselten, Niederschläge für ganze Gewebssysteme hielten usw. Sollte man daraus wirklich den Schluß ziehen müssen, daß nur Herr Bilek Tatsachen von Artefakten unterscheiden kann und nur das existiert, was er selbst gesehen hat?

Der letzte Abschnitt von Bileks Arbeit gilt mir allein: er soll zeigen, daß, wie Vejdovsky vermutete, die von mir als Chromidialapparat beschriebenen Strukturen nur »gröbste Artefakte«, nämlich zerrissene und mißhandelte Skelettfibrillen sind. Da Bilek hier nur die Argumente Vejdovskys wiederholt, so sei auf meine obigen Ausführungen verwiesen. Die Hauptsache ist auch hier, daß Bilek den Chromidialapparat nicht finden konnte und deshalb als Artefakt erklärte. Nach den eben angeführten Resultaten Bileks über die Skelettfibrillen, wo ihm die einfachsten und so oft übereinstimmend geschilderten Verhältnisse nicht zu Gesicht kommen konnten, kann ich mir wohl eine Wiederholung des in vorstehender Arbeit Gesagten ersparen. Ich fühle mich ja auch in guter Gesellschaft, da Apáthy, ein auch von seinen wissenschaftlichen Gegnern unbestrittener Meister histologischer Sorgfalt, ebenfalls nur Artefakte fertig gebracht hat. In einer Fußnote bekommt auch Bileks Prager Kollege Růžička seinen Teil, weil er auf Grund »geradeso wertloser Präparate, ohne weiteres ganz kritiklos für die Chromidien Goldschmidts Partei nimmt«. Eine von Růžička gegebene — übrigens recht unschöne — Abbildung wird »als völlig aus der Luft gegriffen« bezeichnet. Da die Abbildung das gleiche zeigt wie die meinigen, nur weniger gut, so muß der Vorwurf ja auch die meinigen treffen. (Auf die Oesophaguszellen geht Herr Bilek sonst nicht weiter ein: mit Recht, denn an ihnen müßte seine Interpretation sofort scheitern.) Ich kann daraufhin nur wünschen, daß Herr Dr. Bilek, falls ihn einmal sein Weg über München führt, die Gelegenheit nicht versäumt, sich meine Präparate demonstrieren zu lassen. Er wird erstaunt sein, wie all diese Artefakte aussehen.

München, Oktober 1909.

Zitierte Literatur.

Apáthy, St. 1893. Über die Muskelfasern von Ascaris usw. Ztschr. wiss. Mikrosk. Bd. 10.

—— 1894. Das leitende Element in den Muskelfasern von Ascaris. Arch. mikr. An. Bd. 43.

Barfurth. D. 1891. Über Zellbrücken glatter Muskelfasern. Arch. mikr. An. Bd. 38.

Buchner. P. 1909. Das accessorische Chromosom in Spermato- und Ovogenese der Orthopteren. Arch. f. Zellf. Bd. 3.

Bütschli, O. 1892. Über den feineren Bau der contractilen Substanz der Muskelzellen von Ascaris. Festschr. R. Leuckart, Leipzig.

Dobell, H. C. 1909. Chromidia and the binuclearity hypotheses: a review and a criticism. An. Journ. Micr. Sc. Bd. 53.

Duesberg, J. 1907. Der Mitochondrialapparat in den Zellen der Wirbeltiere und Wirbellosen I. Arch. mikr. An. Bd. 71.

—— 1910. Les chondriosomes des cellules embryonnaires du poulet etc. Arch. f. Zellf. V. 4.

Ehrlich, R. 1909. Die physiologische Degeneration der Epithelzellen des Ascarisdarmes. Arch. f. Zellf. Bd. 3.

Entz, G. 1909. Studien über Organisation und Biologie der Tintinniden. Arch. f. Protistenk. Bd. 15.

Erhard, H. 1910. Studien über Flimmerzellen. Arch. f. Zellf. Bd. 4.

Franz, V. 1908. Die Struktur der Pigmentzellen. Biol. Centbl. Bd. 28.

Goldschmidt, R. 1904. Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb. (An. Bd. 21.

—— 1905. Eircifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des Zoogonus mirus. Ibidem.

—— 1906. Mitteilungen zur Histologie von Ascaris. Zool. Anz. Bd. 29.

—— 1907. Lebensgeschichte der Mastigamoeben, Mastigella vitrea n. sp. und Mastigina setosa n. sp. Arch. f. Protistenk. Suppl. 1.

Goldschmidt, R. u. Popoff, M. 1907. Die Karyokinese der Protozoen und der Chromidialapparat der Protozoen- und Metazoenzelle. Arch. f. Protistenk. Bd. 8.

Gurwitsch, A. 1908. Morphologie und Biologie der Zelle. Jena.

Hartmann, M. u. Prowazek, S. v. 1907. Blepharoplast, Caryosom und Centrosom. Arch. f. Protistenk. Bd. 10.

Heidenhain, M. 1901. Struktur der contractilen Materie. Merkel u. Bonnets Ergebn. Bd. 10.

Hertwig, R. 1898. Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung bei Actinosphaerium Eichhorni. Abh. Bayr. Akad. Wiss. Bd. 19.

Joseph, H. 1909. Die Amoebocyten von Lumbricus. Abhdlg. Zool. Instit. Wien. Bd. 18.

Koltzoff, N. 1906. Studien über die Gestalt der Zelle. I. Arch. mikr. Anat. Bd. 67.

—— 1908. Studien über die Gestalt der Zelle. II. Arch. f. Zellf. Bd. 2.

Kuschakewitsch, L. 1907. Beobachtungen über vegetative, degenerative und propagatorische Vorgänge bei den Gregarinen des Mehlwurmdarms. Arch. f. Protistenk. Suppl. I.

LEBEDEW, W. 1908. Über Trachelocerea phoenicopterus Cohn. Arch. f. Protistenk. Bd. 13.
MAZIARSKI, St. 1910. Sur les changements morphologiques etc. Arch. f. Zellf. Bd. 4.
MEIROWSKY, E. 1908. Über den Ursprung des melanotischen Pigments der Haut und des Auges. Bibl. med. Mon. Bd. 4. Leipzig. Klinkhardt.
MEVES, F. 1908. Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Arch. mikr. An. Bd. 72.
MOROFF, Th. 1909. Oogenetische Studien I. Arch. f. Zellf. V. 2.
—— 1909b. Die physiologische Bedeutung des Kernes bei der Entstehung der Muskeln. Centrbl. f. Physiol. V. 22.
—— 1910. Über Bau und Entwicklung der Nesselzellen. Arch. f. Zellf. Bd. 4.
NERESHEIMER, E. 1903. Über die Höhe histologischer Differenzierung bei heterotrichen Ciliaten. Arch. f. Protistenk. Bd. 2.
POPOFF, M. 1907. Eibildung bei Paludina vivipara. Arch. mikr. An. Bd. 70.
PROWAZEK, S. v. 1903. Flagellatenstudien. Arch. f. Protistenk. Bd. 2.
—— 1909. Bemerkungen zu einer Theorie der Cytomorphe. Zool. Anz. Bd. 34.
ROHDE, E. 1892. Muskel und Nerv I. Ascaris. Zool. Beitr. Bd. 3.
—— 1894. APÁTHY als Reformator der Muskel- und Nervenlehre. Zool. Anz.
ROUX, W. 1895. Gesammelte Abhandlungen. Leipzig.
SCHAXEL, J. 1910. Arch. f. Zellf. Bd. 4.
SCHNEIDER, K. C. 1902. Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere.
SCHRÖDER, O. 1906. Beiträge zur Kenntnis von Stentor coeruleus Ehrbg. u. Stentor roeselii Ehrbg. Arch. f. Protistenk. Bd. 8.
SCOTT. 1899. Structure, Microchemistry and development of Nerve cells. Toronto studies.
STEVENS, N. M. 1903. The ovogenesis and spermatogenesis of Sagitta bipunctata. Zool. Jahrb. (An.) V. 18.
VAN DER STRICHT. 1909. La structure de l'œuf des mammifères etc. Mém. publ. Cl. sc. Acad. R. Belgique II. S. 4^{0}. V. II.
VEJDOVSKY, F. 1907. Neue Untersuchungen über die Reifung und die Befruchtung. Abh. Böhm. Ges. Wiss. 1907.
VERATTI, E. 1902. Ricerche sulla fine struttura della fibra muscolare striata. Mem. Jst. Lombard. V. 19.
WASSILIEFF, A. 1907. Die Spermatogenese von Blatta germanica. Arch. mikr. An. Bd. 70.

Erklärung der Abbildungen Tafel VI—IX.

Sämtliche Zeichnungen sind mit dem ABBEschen Zeichenapparat auf Tischhöhe bei Tubuslänge 140 mm angefertigt. In der Mehrzahl der Figuren sind nur die Skelettfibrillen genau eingezeichnet, alles übrige nur in Konturen angegeben. Wo nicht besonders bemerkt, handelt es sich um A. megalocephala.

Tafel VI.

Fig. 1. Stück aus dem Zwischenleistennetz. Horizontal entspricht der Längsrichtung der Faser. Chromhaematoxylin, Längsschnitt, ZEISS. Hom. Apoch. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 8.

Fig. 2. *A. lumbricoides.* Herausgerissene Längsfibrille mit vier Zwischenfibrillen aus dem gleichen Netz. Delafield Haematoxylin, Sagittalschnitt, Imm. 2 mm. C. O. 8.

Fig. 3. Übergang des Markbeutels in den Markbeutelfortsatz (*f.*). Die durchlaufenden Fibrillen *fi.* Chromhaematoxylin. Querschnitt. Imm. 2 mm. C. O. 8.

Fig. 4. *A. lumbricoides.* Aus einem Längsschnitt durch den Oesophagus. Stelle nahe beim Kern einer Epithelmuskelzelle. *c* äußere Cuticula. *ci* innere Cuticula, *chr* Chromidialstränge, *fi* Skelettfibrillen, *dr* Drüsenast. Hermannsche Fl., Eisenhaematoxylin. Imm. 2 mm. C. O. 4.

Fig. 5. Querschnitt eines Teils der Rinde einer Körpermuskelzelle. *cl* contractile Leisten, *m* Mark der Muskelspindel, *r* Randfibrillen, *z* Zwischenfibrillen, *q* Querfibrillen. Subcuticula nach oben. Chromhaematoxylin, Imm. 2 mm. C. O. 6.

Fig. 6. Stück aus dem Markbeutelplasma. *fi* eine radiäre Markbeutelfibrille, *chr* Chromidialapparat. Chromhaematoxylin, Imm. 2 mm. C. O. 6.

Tafel VII.

Sämtliche Figuren bei der Reproduktion auf 3/4 verkleinert.

Fig. 7. Sublaterallinie. Querschnitt. Übergang der Fibrillen der Markbeutelfortsätze *m* in die Hypodermis. m_1 quergeschnittene Fortsätze, *n* Nervenfaser quergeschnitten. *sc* Subcuticula, *mu* Muskelzellen quergeschnitten. Chromhaematoxylin, Imm. 2 mm. C. O. 6.

Fig. 8. Längsschnitt durch die Subcuticula *sc* und ein Stück einer Muskelzelle *mu*. *fi* austretende Randfibrillen, *cl* contractile Leisten, *n* Kerne der Epidermis, *fa* Basalschicht der Cuticula. Chromhaematoxylin, Imm. 2 mm. C. O. 6.

Fig. 9. Stück eines oberflächlichen Anschnittes der Muskelspindel mit den parallelen Randfibrillen, unten die bei hoher Einstellung sichtbaren contractilen Leisten. Chromhaematoxylin, Imm. 2 mm. C. O. 6.

Fig. 10. Stück eines tangentialen Längsschnittes der Muskelspindel. *cr* contractile Rinde, *m* Mark. *r* Querschnitte der Randfibrillen, *q* Querfibrillen. Chromhaematoxylin, Imm. 2 mm. C. O. 6.

Fig. 11. Querschnitt durch einen Markbeutel auf der Höhe des Kerns. *cr* contractile Rinde. *n* Kern, *ra* radiäre Markbeutelfibrillen. *r* Randfibrillen. Chromhaematoxylin, Zeiss. Obj. 7. C. O. 4.

Fig. 12. Querschnitt durch die Rückenlinien, Übersichtsbild. *rü* Rückenlinie. *n* Nervus dorsalis. *m* Markbeutelfortsätze. *mu* Querschnitte von Muskelzellen, *sc* Subcuticula. *cu* Cuticula. *fi* Stützfibrillensystem der Rückenlinie. Chromhaematoxylin. Zeiss. Obj. 3. C. O. 8.

Tafel VIII.

Sämtliche Figuren der Tafel bei der Reproduktion auf 2/3 verkleinert.

Fig. 13. Querschnitt durch die Muskelspindel von fünf Zellen, dunkel die contractile Rinde, Austritt einer Fibrille in der Interstitialmembran *im*. Chromhaematoxylin, Imm. 2 mm. C. O. 6.

Fig. 14. Querschnitt durch die Subcuticula und einen Teil der Rinde einiger Muskelzellen. Insertion der austretenden Fibrille an der Basalschicht der Cuticula *ba*. *sc* Subcuticula, *n* ein Kern, *cr* contractile Rinde. Chromhaematoxylin. Imm. 2 mm. C. O. 6.

Fig. 15. A. B. C. Drei aufeinanderfolgende Schuitte durch die Peripherie der Rückenlinie mit ansetzenden Markbeutelfortsätzen. Detailbild zu Fig. 12. *n* Querschnitte der Nervenfasern des Rückennerven, *rü* Rückenlinie, *m* Markbeutelfortsätze. Chromhaematoxylin, Imm. 3 mm. C. O. 4.

Fig. 16, 17. Ebenso wie Fig. 14.

Fig. 18. Schnitt durch einen Teil der Subcuticula und die Muskelzelle nahe beim Subdorsalnerv. *n* Nervenfaser, *sc* Subcuticula, *cr* contractile Rinde. Chromhaematoxylin, Imm. 2 mm. C. O. 6.

Tafel IX.

Fig. 19. Schematische Darstellung der Anordnung des Skeletts in der Ascarismuskelzelle. Die Zelle ist in der Höhe des Kerns quer durchschnitten, außerdem ist vorn ein Fenster herausgeschnitten. Von der Muskelspindel ist nur ein Stück dargestellt. *m* Markbeutel, *mf* Markbeutelfortsatz, *cr* contractile Rinde, *ms* Mark der Muskelspindel, *cl* contractile Leisten, *n* Kern, *r* Radiärfibrillen des Markbeutels, *ra* Randfibrillen, *z* transversale Zwischenfibrillen, *l* longitudinale Zwischenfibrillen, *g* das Zwischenleistengitter, *q* Querfibrillen, *zs* in die Subcuticula austretende Zwischenfibrillen.



A Small Chromosome in Ascaris megalocephala.

By

Alice M. Boring.

(From the Zoological Institute, Würzburg.)

With plate X.

In 1894, Herla mentioned and figured a small fifth chromosome found in the eggs of two worms of *Ascaris megalocephala bivalens*. In the majority of these eggs, he found one of the larger chromosomes markedly shorter than the other three, and suggested that the small one was a piece broken off from this chromosome. In a few eggs, he found the small chromosome where the four others were of normal length, and these, he thought, might be disperm eggs, fertilized by one *bivalens* and one *univalens* spermatozoon.

Prof. Boveri had noticed this small chromosome from time to time in his *Ascaris*-preparations, and had figured it once in a two cell stage ('99). At the beginning of the winter semester 1908—09, he observed it again in large numbers of eggs in the preparations from one worm where the four chromosomes seemed to be of normal size, and suggested that I make a careful study of the frequency, size, and possible function of this small chromosome. Preparations of the eggs from a second worm taken from the same horse showed the small chromosome in 60 out of 135 equatorial plates of the first cleavage spindle. At first, all the evidence seemed to point toward its coming exclusively from the spermatozoon, and this together with the fact that it was found in about one half of the eggs, suggested the possibility that it might function as a sex determinant, like the heterochromosome of insects. Closer study has thrown much doubt on this hypothesis, but has offered no other satisfactory explanation.

As all the available material that might give a clue to its meaning has been carefully studied, the observations made are here described and a few suggestions offered as to their possible meaning.

I wish here to thank Prof. Boveri for all the courtesies extended to me in his laboratory, for his own personal interest in my work, and for his many helpful suggestions.

Material and Methods.

Eggs from eighteen worms, taken from twelve different horses were studied. Of these worms, twelve were *bivalens* and six univalens. It may here be mentioned that in five cases, both *bivalens* and *univalens* worms were found in the same horse. This fact shows that the worms which are found in a single host may sometimes come from different parents. On the other hand, it is not impossible, that all the worms in one horse may have a common heredity. Therefore, in order to study individuals which had the least possible relationship, it was important to take them from as many different horses as possible.

Albumen fixative as used for paraffin sections, was smeared in a very thin layer on the slides, the eggs then spread in a single layer with a coverglass, and the albumen coagulated with a few drops of formalin. By this means the eggs were fixed firmly to the slide, but not injured. A thermostat at 37° C. was used to hasten the development. It was found that when a few eggs on a slide had divided into two cells, the majority would have good first cleavage equatorial plates. The eggs were fixed in acetic alcohol. (4 parts 96 % alcohol to 1 part glacial acetic-acid), stained in alcoholic hydrochloric-acid carmine, and mounted in glycerine.

The chromosomes of the first cleavage were studied for the most part, but I made some preparations of later stages, and looked over a number that Dr. N. M. Stevens had made in connection with another study on *Ascaris*.

For the spermatogenesis and oogenesis, some material was sectioned, and stained in thionin or in iron haematoxylin, but it was found simpler to stain the tubes whole in alcoholic hydrochloric-acid carmine and mount in clove oil, separating the cells partly by needles and partly by tapping on the cover glass after mounting. This method has the great advantage of enabling one to study the cells and chromosomes whole.

Observations.

Frequency.

Although a large number of investigators have worked on *Ascaris*, the small chromosome has been mentioned by but two, HERLA ('94) and BOVERI ('99). In order to decide whether it is a definite morphological element and has a definite function, it is of first importance to know in what proportion of worms it is found and in what proportion of the eggs of each worm.

In the present investigation, it was found in varying proportions in the eggs of thirteen of the eighteen worms studied. The frequency is much more striking in *bivalens* than in *univalens*, as out of the twelve *bivalens* worms studied, there were only two with no small chromosomes. In *univalens*, it is very rare. Three worms had none and the other three had it in only one or two eggs.

In the thirteen worms in which it was found, the small chromosome did not always appear in the same proportion of the eggs. In *univalens*, it was at first not found at all, but later after a careful search through many preparations, it was found in five eggs coming from three different worms. In *bivalens*, the percent of eggs from one worm containing the small chromosome may be as high as 54, or as low as 5. In the cases counted they were 54 %, 44 %, 28 %, 25 %, 17 %, 5 %. These percents were calculated from cases where a considerable number of equatorial plates were studied, as the following figures show:

$$\frac{\text{Eggs with a small chromosome}}{\text{Eggs without a small chromosome}} = \frac{12}{10} = \frac{60}{75} = \frac{22}{56} = \frac{11}{32} = \frac{4}{19} = \frac{2}{40}.$$

The possibility that the small chromosome might have something to do with sex determination, made it seem worth while in this connection to determine the ratio of males to females in *Ascaris megalocephala*. I state here the numbers counted in case they may sometime be of use to other investigators.

$$\frac{\text{Males}}{\text{Females}} = \frac{1}{1} = \frac{175}{194} = \frac{16}{23} = \frac{8}{12} = \frac{13}{21} = \frac{4}{7} = \frac{10}{24} = \frac{1}{35} = \frac{1}{37}.$$

To compare with the frequency of the small chromosome, these ratios must also be stated in percents, as follows: 50 %, 47 %, 41 %, 40 %, 38 %, 36 %, 29 %, 3 %, 3 %. The case with 175 males to 194 fe-

males, that is 47% males, is the one to which the most importance must be attached, as the number of worms found here in one horse was much greater than in other instances. It is difficult to say whether these two series of percentages have any direct bearing on each other, as all the males and females in one horse do not necessarily come from the same parent. They at least show that the percentage of males in one horse and the percentage of eggs with a small chromosome in any one worm are both very variable quantities.

Interesting as it is to find this small chromosome in so large a proportion of eggs, still the fact that it was never found in five worms and in so small a percentage in others, excludes the possibility of its representing any definite characters, unless its presence is marked in many cases by a union with one of the long chromosomes, to form some such complex as Mc Clung ('05) has described in Orthopterans. If so, the point of union is not discernible as in the Orthoptera, and the difficulty of settling this question is almost insurmountable. An attempt was made to measure the chromosomes in many of the flattest equatorial plates. They were drawn with the camera lucida and the length of a line extending through the middle of the chromosome was very carefully measured off by means of thread and forceps. The variation in the length of the four chromosomes is usually just as striking in the equatorial plates where the small chromosome is present, as where it is absent. Sometimes one chromosome is longer than the other three, sometimes one shorter, while again two may be long and two short, or one long, two medium and one short. In fact, every possible variation is found, so that it is impossible to decide whether or not an extra element is attached to one end of one chromosome. These results do not support those of Montgomery ('08), where he says that it is always possible to group the four chromosomes into one long and one short pair. This variation in length is almost to be expected from the shape of the chromosomes (Fig. 1). They vary considerably in diameter, suggesting a difference in degree of contraction, which would necessarily affect the length.

In contrast to this indeterminate variation, there are many eggs with the small chromosome, where one of the long chromosomes is so much shorter than the other three that the difference appeals to the eye before measuring (Fig. 2). Such cases suggest Herla's explanation that the small chromosome is merely a fragment. It is

hardly possible to think that the shortness of one of the long chromosomes here is due to a difference in the degree of contraction.

The small chromosome was found also in bastard eggs, as well as in the pure *bivalens* and *univalens* eggs. In two females one *bivalens* and one *univalens*, a number of bastard eggs were scattered among those fertilized by the spermatozoa of their own variety. In another *univalens* worm there was one bastard, and in several more worms, spermatozoa of both varieties were found in the uteri. This shaws that it is not an unusual thing for one female *Ascaris* to be fertilized by males of both varieties. The spermatozoa of the two varieties can be easily distinguished as Meyer ('95, Figs. 26 a and b) has shown, because the volume of the deep-staining chromatic part in *univalens* is much less than half as great as in *bivalens*. In accordance with this, Fürst ('97) has pointed out that the chromosomes of the two varieties can be distinguished in the first cleavage stage not only by the difference in number, but also by a very marked difference in the volume. This makes it very easy to recognize the bastard eggs, as they must always have two large chromosomes from the *bivalens* parent, and one smaller one from the *univalens* parent. Zoja's figures ('95) show this clearly. The small chromosome also is of larger diameter in *bivalens* than in *univalens*. Compare figures 2 and 3.

As one can ascertain whether the maternal parent is *bivalens* or *univalens* by studying the polar bodies and the pure eggs among which the bastards are found and whether the small chromosome is from *bivalens* or *univalens* by studying its size, the bastards may furnish a way of finding out whether the small chromosome comes exclusively from the egg or from the spermatozoon, or from both. Herla figures one bastard (*bivalens* ♀ × *univalens* ♂) with a small chromosome lying near the maternal group, one of which is so short that the small chromosome is apparently a piece of it. I have found several such bastards but never with the small chromosome present. Among the bastards (*univalens* ♀ × *bivalens* ♂), five eggs with a small chromosome were found, three where it is of large diameter and lies near the paternal group, (Figs. 5), and two where it is of intermediate diameter, and lies near the maternal chromosome (Figs. 6). There is a barc possibility that in these two latter cases, it is large enough to belong to the *bivalens* group. If so, it has shifted its position considerably since the dissolving of the walls of the pronuclei and the condensing of the spireme to form the chromosomes. So

we may conclude from the bastard eggs that the small chromosome surely comes from the spermatozoon in some cases, and possibly from the egg in others.

That the small chromosome comes in many cases from the spermatozoon is proved by the conditions observed in certain abnormal eggs. In one *bivalens* worm, [nearly half of the eggs showed an abnormality not before described, namely, after the formation of a normal first polar body, all the chromatin of the second polar spindle was extruded in the second polar body, so that this contained four elements instead of the typical two. These eggs therefore have no female pronucleus. In accordance with this, in all the equatorial plates of these abnormal eggs, there are only two chromosomes, which must arise from the male pronucleus. In 15 out of 29 eggs, a small chromosome was observed (Fig. 7) and here it is sure to be a paternal element.

In another worm a single egg was found with only two chromosomes beside the small one (Fig. 8). Here the first polar body was present, and the second polar body contained the normal two rods, but there was no spindle. This is probably a later stage of a case such as Boveri mentions in Zellenstudien II, p. 169 ('88), where only one pronucleus with two chromosomes is present, and yet the polar bodies are normal. The spermatozoon in this case had entered the egg, but developed no further, so that the male pronucleus is the one lacking. Judging from the stage in which the pronucleus is found, two distinct centrosomes and spheres should be developed, but there is no trace of them in this egg, a fact that Boveri has used as the chief argument that the centrosomes arise from the spermatozoon. Prof. Boveri has told me that since then, he has seen several similar cases, but with the difference that the spermatozoon which in the first case had penetrated the egg, but developed no further, could not be found at all. All the eggs were alike in that the polar bodies were normally formed, that instead of the normal first cleavage number of chromosomes there were here only half as many and that although in all these cases, the chromosomes lay free in the protoplasm, there was no trace of a spindle or aster. Prof. Boveri concludes from this, that the mere contact of the spermatozoon with the unripe egg, without its entering is sufficient to start the maturation processes and make the female pronucleus develop as far as the dissolving of its membrane. After that, the development must stop, for the centrosomes from the spermatozoon are lacking. The

case which I have found, agrees in every particular with these last mentioned and therefore the small chromosome found here, must have a maternal origin[1]).

In spite of the fact that some worms are without a small chromosome, and some have it in a very small percent of the eggs, still when it is present, it has a definite chromosome character, it stains like the other chromosomes, and divides when they do. Figure 10 shows it in metaphase and Figures 11a and 11b are the two anaphase plates from one first cleavage spindle. It does not degenerate or disappear immediately after the first cleavage division, as it occurs in the cells of the germ track, up to the last division to form the two primary germ cells (Fig. 13). What becomes of it in the somatic cells after diminution is an interesting question that is difficult to solve as it is usually about the length of the ends that are thrown off and degenerate in a diminution division, and therefore in such a division, it would not usually be possible to recoginze it. Boveri has found that the ends of the chromosomes at diminution can be much more clearly seen in *univalens* than in *bivalens*, and it is often possible to count the four, two from each of the two chromosomes. If the small chromosome is not a fragment, but a distinct unit in itself, it might be possible to find it in *univalens* in a diminution division, as then there should be five such pieces present, instead of the usual four.

The next question of interest is whether this small chromosome appears in the entire cycle of development. It may be present as we have seen, from the first cleavage to the primary germ cells and is proved in many cases to come from the spermatozoon and in one case possibly from the egg also. Is it present in oogonia and spermatogonia and in the maturation divisions? Spermatogonial equatorial plates were studied in thirteen males taken from the some four horses as four of the females used for eggs. Many preparations were made and the small chromosome found only three times, twice in an aceto-carmine preparation of the testis of a very young male (Fig. 14) and once in another worm. The spermatocyte divisions in some of these thirteen worms were studied, and no trace of the small chromosome was found. It appeared at first so likely that the

[1] An interesting case was found of an egg with three Chromosomes and with three rods in the second polar body, suggesting that one entire dyad in the second maturation division had passed undivided into the second polar body, while the other had divided normally (Fig. 9).

small chromosome comes only from the male, that the upper parts of the egg tubes, containing the oogonial divisions were not kept, so that I have them in only one worm, belonging to the same lots as those used for eggs. Here no trace of the small chromosome was found, although in the eggs of a worm from the same horse, many small chromosomes were seen. Oogonial divisions were studied in two other worms, and the oocyte divisions in some preparations that Prof. Boveri had made some years ago, and no small chromosome was seen. The study of the oogenesis and spermatogenesis shows that a small chromosome in these stages is a very rare occurrence and seems never to be present in the oogenesis.

The most feasible conclusion from these various observations on the frequency of occurrence of the small chromosome seems to be that it is found in too varying numbers, to make it probable that it has always a definite function, but that it must be due to a fragmentation of one of the chromosomes of the fertilized egg. Fragmentation might at times take place in later cleavages but the facts that the small chromosome has been found of corresponding size in the different mitoses of the germ track (Figs. 12 and 13) and that it has the power to divide (Fig. 10) make it more probable that having once been formed in the fertilized egg, it keeps its individuality, at least till the formation of the primary germ cells. As it has never been found in the divisions of the oogonia and oocytes, and so rarely in the spermatogonia and never in the spermatocytes, the question arises as to where and how it disappears. My material has thrown no light on this point.

Size.

The observations as to the size of the small chromosome lead to no more definite conclusions than those on its frequency. If it is a mere fragmentation, why should it so often be of the same size? In looking over preparations from one worm with a large percentage of eggs containing the small chromosome, the first impression is that the size is constant (Figs. 1 and 2). When a series of plates are drawn and the chromosomes measured there is still found to be enough constancy to be remarkable, unless it be that the chromosome breaks most easily at the point where an end would be thrown off in a future diminution division. Another striking case of constant size is shown by figures 12 and 13, which represent the third and

fifth division of the cells of the germ track, and show the same sized small chromosome.

On the other hand, there is variation in size. Even in a worm where one finds most of the small chromosomes comparable, there are always some that are too short or too long to be the same morphological unit, even allowing a large margin for difference in degree of contraction. Figures 15, 16, 17 and 18 are from the same worm. Taking all the worms where it is present, into consideration, this variation in size is more striking than in the eggs from any one worm. When we compare figure 19 with figure 1, it seems very improbable that this is one and the same definitive element, and the only explanation seems to be that it is in one or the other case or in both cases due to a chance fragmentation.

Number.

If this small chromosome comes from a fragmentation of one of the large chromosomes, the question arises why is there usually only one present? In only seven eggs have two been found, and never three or four. It would seem that, if a chromosome can break off at one end, it could just as easily break at both ends and that if one chromosome can break to pieces, so could all four. Figure 18 shows two small chromosomes of the same size, while in figure 17, they are of different sizes. On the other hand, if it is a chromosome unit with definite hereditary material such as the heterochromosomes of insects, why should there sometimes be one and sometimes two?

Fragmentation.

Beside the above negative evidence that points to this small chromosome as a case of fragmentation, there is some positive evidence. Figures 15 and 16 show one chromosome strikingly short and the small chromosome in such a position that it could easily have just broken off. Also in the same figures, it is a striking fact that the shortest of the long chromosomes has one end thinner than the other, more like the middle of a chromosome than an end, and the small chromosome adjacent is thick like an end. These are by no means isolated cases. Some such cases were found in all the worms with small chromosomes, and a great many in some worms. Figure 2 is from another worm, and shows evident fragmentation.

Figure 20 is another case probably due to fragmentation; it is an egg of a *univalens* worm where the chromosomes of the first cleavage were often hook-shaped at the end as in figure 4. Prof. BOVERI has allowed me to use here a drawing of the first cleavage in *univalens* which he made some time ago but has never published. Figure 21 is a diagram made from his drawing, representing only one of the two chromosomes, in early anaphase. The small chromosome at one side is here evidently a piece of one of the daughter chromosomes. This shows how the small chromosome may arise. It must, however, usually originate earlier, as it so often appears in the equatorial plate of the first cleavage.

Conclusions.

The observations described in this paper can give no definite answer to the question whether the small chromosome found so frequently in *Ascaris* is a chromosome unit in itself, or a fragment of one of the long chromosomes. Some observations point to its being a chromosome unit; i. e., it occurs frequently in a large proportion of the eggs, there is a general constancy in the size in any one worm; and it usually appears singly. Other observations seem to prove it to be a fragment; i. e., it is entirely absent in some worms; there is variation in size in spite of a general constancy; it is at times found near the end of a markedly short chromosome; sometimes two are present. There is the third possibility, that we are dealing here with two different things, a chromosome unit and a fragment. HERLA has already suggested that the small chromosome may be due to two causes, but he makes the two causes, fragmentation and double fertilization, fragmentation where the small chromosome is so evidently a part of one of the longer chromosome, and double fertilization where the long chromosomes and the short one seem complete in themselves. That part of the cases are due to double fertilization is utterly untenable, for the small chromosome is too short to be a *univalens* chromosome and the cleavage would not take place normally if four asters were present as we find in disperm eggs. But there is the other possible explanation for cases not evidently due to fragmentation, the presence of a definite chromosome unit with some definite function, such as sex determination. If the small chromosome in *Ascaris* is ever a sex determinant, we must make many large assumptions. A sex-deter-

mining chromosome must be present in about half of the spermatozoa or of the unfertilized eggs. So we must assume that the small chromosome in *Ascaris* is united to the end of one of the long chromosomes in enough eggs to make it present in half of the fertilized eggs of every worm; that it comes only from the male pronucleus (as there are many cases where it is proved to come from the male, and only one where it seemed to be proved to come from the female) and that it is attached to one of the long chromosomes during the entire spermatogenesis except in one ar two rare instances. There can be no doubt that the small chromosome in *Ascaris* is sometimes due to fragmentation, and it is possible that in the other cases it is a sex-determining heterochromosome. However this latter hypothesis involves so many assumptions, that if we adhere closely to the facts observed and assume nothing, we shall have to leave the question unsettled for the present, and hope that more material and further study will answer it more definitely in the future.

Bibliography.

Boveri, Th. '87. Zellenstudien I. Jena

—— '88. Zellenstudien II. Jena.

—— '90. » III. »

—— '99. Die Entwicklung von Ascaris meg. mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschr. f. C. von Kupffer.

—— '04. Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena.

Fürst, E. '97. Über Centrosomen bei Ascaris meg. Arch. mikr. Anat. LI.

Herla, O. '94. Étude des Variations de la Mitose chez l'Ascaride mégalocéphale. Arch. de Biol. XIII.

Mc Clung, C. E. '05. Chromosome Complex of Orthopteran Spermatocytes. Biol. Bull. IX.

Meyer, O. '95. Celluläre Untersuchungen an Nematodeneiern. Jen. Zeitschr. f. Naturw. N. F. XXII.

Montgomery, T. H. '08. On the Morphological Difference of the Chromosomes of Ascaris meg. Arch. f. Zellforschung. II.

Zoja, R. '95. Sulla indipendenza della cromatina paterna e materna nel nucleo delle cellule embrionali. Anat. Anz. XI.

Explanation of Plate X.

All of the figures refer to generative cells of *Ascaris megalocephala*. Figs. 3, 4, 20 and 21 are from univalens, Figs. 5 and 6 from bastards between univalens and bivalens; all the other figures are from bivalens.

Fig. 12 shows the equatorial plate of cell P_2 (BOVERI '99) of the germ track; Fig. 13, of cell P_4; Fig. 14 of a spermatogonium. All the other figures represent the chromosomes of the dividing egg. In Fig. 10 the sister-chromosomes have moved a little apart; Fig. 11a, b shows the two groups of daughter-chromosomes of a dividing egg.

Fig. 7 is from an egg of bivalens, where the second polar body (PB) has received all the chromatin of the second spindle, 4 rods instead of 2; consequently the first cleavage spindle shows only the paternal chromosomes.

Fig. 8 shows the chromatin of an egg of bivalens, into which no spermatozoon seems to have entered. No spheres are present. The chromosomes to be seen must be of maternal origin.

Fig. 9 shows a case, in which the second polar body (PB) contains 3 instead of the normal number of 2 chromosomes; in consequence of this the first cleavage spindle shows 3 chromosomes instead of 4.



Über „Geschlechtschromosomen“ bei Nematoden.

Von

Th. Boveri
(Würzburg).

Mit 2 Textfiguren.

Der erste Teil der folgenden Mitteilung war der Redaktion dieser Zeitschrift als »Appendix« zu der vorstehenden Arbeit von A. M. Boring ('09) eingesandt worden. Einige inzwischen angestellte Beobachtungen ließen es jedoch zweckmäßiger erscheinen, diesen Anhang, mit einem Zusatz versehen, selbständig zu machen.

I.

Da ich mich über die Bedeutung der im vorstehenden Aufsatz von Miss A. M. Boring mitgeteilten Tatsachen nicht völlig mit ihr zu einigen vermochte, lasse ich ihrer Darstellung noch eine kurze Erörterung folgen. Die Möglichkeit, daß durch diese Beobachtungen bei *Ascaris megalocephala* ein »Geschlechtschromosoma« aufgedeckt worden ist, scheint mir nämlich doch in noch etwas günstigeres Licht gerückt werden zu dürfen, als es von Miss Boring geschehen ist.

Ich halte es für unzweifelhaft, daß von den Zuständen, welche als eine zufällige Zerreißung eines Chromosoma angesehen werden müssen, diejenigen Fälle, welche für das Vorkommen eines spezifischen Chromatinelements sprechen, scharf zu unterscheiden sind. Wenn auf der Tafel die Fälle, die als Fragmentierung zu interpretieren sind, überwiegen, so rührt dies nur daher, daß von diesen Fällen nahezu alle beobachteten reproduziert worden sind, von den hunderten der andern aber, die Miss Boring und ich selbst, jeder von uns an andrem Material, gesehen haben, nur eine sehr kleine Auswahl.

Es ist gewiß, daß viele Fälle die eine Deutung ebenso gut zulassen wie die andre. Denn wenn ein zufällig abgetrenntes Stück sehr klein ist, wird der Defekt an dem großen Chromosoma, von dem

das Stück abgerissen ist, so gering sein, daß er bei der Variabilität der Chromosomengröße gar nicht zu konstatieren ist. Von diesem Standpunkt aus angesehen, könnten vielleicht alle uns zu Gesicht gekommenen Fälle als zufällige und daher bedeutungslose Fragmentierungen gedeutet werden.

Wenn man jedoch beachtet, daß in den befruchteten Eiern mancher *Ascaris*-Weibchen neben vier völlig typischen großen Chromosomen ein kleines Element in ungefähr gleicher Größe immer wiederkehrt, und zwar ziemlich genau in der Hälfte der Eier, so kann man nicht zweifeln, daß dem irgend eine Gesetzmäßigkeit zugrunde liegt.

Sieht man sich nun nach Deutungen um, so könnte vielleicht der Gedanke auftauchen, daß das kleine Chromosoma — wir wollen es x nennen — ein aus den Richtungskörpern verschlepptes Element sei, indem es ja in seiner Größe in der Tat einigermaßen mit den Stäbchen der Richtungskörper übereinstimmt. Dem ist jedoch entgegenzuhalten, daß 1. in den fraglichen Fällen niemals in den Richtungskörpern ein Element gefehlt hat und 2., was noch wichtiger ist, daß nach meinen früheren Feststellungen ('88, '90, '99) alle diejenigen Elemente, welche abnormer Weise, anstatt in den Richtungskörper überzugehen, im Ei verbleiben, sich hier genau so verhalten wie die andern Chromosomen auch.

Ist sonach die Vorstellung berechtigt, daß es sich in diesem x-Element um einen spezifischen Chromatinteil handelt, so sei nun im folgenden untersucht, welche Annahmen nötig sind, um diesem Chromosoma eine ähnliche Rolle zuschreiben zu dürfen wie etwa dem accessorischen Chromosoma von *Pyrrhocoris.* Die erste Annahme, die wir machen müssen, ist dann die, daß das x-Chromosoma bei der Varietät *univalens* so gut wie immer, bei *bivalens* meistens mit einem der großen Chromosomen ohne eine für uns nachweisbare Grenze verbunden ist. So willkürlich diese Hypothese auf den ersten Blick erscheinen mag, so ist doch darauf hinzuweisen, daß etwas ganz Analoges für einen andern Fall kaum bezweifelt werden kann. Soeben hat Morgan ('09) mitgeteilt, daß die Chromatinverhältnisse bei *Phylloxera caryoecaulis* nach seinen Untersuchungen nicht anders gedeutet werden können, als daß zwei ungleich große »accessorische« Chromosomen meistens zu einem einheitlich erscheinenden Stück verschmolzen, manchmal aber voneinander unabhängig sind. Dies wäre also prinzipiell das gleiche, was wir für *Ascaris* voraussetzen müßten.

Die Hypothese, daß unser Element mit der Geschlechtsbestimmung in Beziehung steht, würde weiterhin zu dem Postulat führen, daß es sich in beiden Geschlechtern verschieden verhält. Die beobachteten Tatsachen stimmen damit in der Hauptsache überein, und dieser Punkt ist der gewichtigste in der ganzen Betrachtung. Das x-Chromosoma ist bisher nur in männlichen Individuen beobachtet worden, nämlich in drei Spermatogonienteilungen, niemals in weiblichen. Damit steht in bester Harmonie, daß, dank der von Miss Boring beschriebenen und durch Fig. 7 illustrierten Abnormität, Fälle, wo das im befruchteten Ei konstatierte x-Chromosoma vom Spermakern stammen muß, in größerer Zahl nachgewiesen werden konnten, solche, wo es sicher dem Eikern angehört, dagegen nur ein einziger. Und dieser einzige Fall ist von solcher Art (Fig. 8), daß er ohne Zwang in die Kategorie der zufälligen Fragmentierungen eingereiht werden kann, indem von den beiden großen Chromosomen das oben gelegene abnorm kurz erscheint.

Ich kann diesen Tatsachen noch zwei bestätigende Beobachtungen hinzufügen. In den Eiern eines vor 12 Jahren konservierten *bivalens*-Weibchens, in denen das x-Chromosoma mit besonderer Regelmäßigkeit auftritt, habe ich in zwei Fällen im Knäuelstadium der Vorkerne in dem einen der beiden Kerne ein kürzeres isoliertes Fadenstück gefunden, von dem ich nicht zweifle, daß es unserm x-Chromosoma entspricht. In beiden Fällen gehört dieses Stück demjenigen Kern an, der, nach der Lage des zweiten Richtungskörpers zu urteilen, als der Spermakern anzusprechen ist.

Wir kommen so zu dem Schluß: das x-Chromosoma als selbständiges Gebilde scheint für das männliche Geschlecht spezifisch zu sein.

Wir haben uns nun noch mit den Fällen auseinanderzusetzen, wo es in Zweizahl gefunden worden ist. Diese Fälle stellen einen so geringen Prozentsatz aller überhaupt beobachteten dar, daß ihr Ausnahmecharakter zweifellos ist. Zu ihrer Erklärung kann vor allem das Moment zufälliger abnormer Fragmentierung eines der großen Chromosomen herangezogen werden. Ich bilde nebenstehend die Chromosomen aus einem Ei ab, das dem vorhin erwähnten Material mit sehr regelmäßigem Auftreten des x-Chromosoma angehört. Es ist das einzige

Fig. 1.



Ei mit zwei kleinen Chromosomen, das mir dabei vorgekommen ist. Unverkennbar aber ist hier eines der vier großen Chromosomen defekt. Eines der beiden kleinen muß zu ihm gehören, und zwar, wie ich nach der Größe annehme, nicht das annähernd in seiner Verlängerung gelegene, sondern das gebogene und im ausgestreckten Zustand mindestens doppelt so lange linke. Aber auch Verschleppung bei einer Kernteilung, wie ich solche für die großen *Ascaris*-Chromosomen mehrfach beschrieben habe ('87, '88), so daß beide Tochterelemente in die gleiche Tochterzelle übergehen, könnte das Auftreten zweier x-Chromosomen erklären.

Ist das x-Chromosoma ein dem Männchen allein, und zwar normalerweise in der Einzahl zukommendes Element, so wäre nach Analogie mit den Verhältnissen bei Insekten zu erwarten, daß es in der Hälfte der Spermien vorhanden ist, in der andern Hälfte fehlt. Die oben schon hervorgehobene Tatsache, daß es in den befruchteten Eiern derjenigen Weibchen, wo es besonders typisch erschien, in ungefähr der Hälfte der Eier anzutreffen war, stimmt mit dieser Forderung gut überein.

Dürfte diese Konstatierung generalisiert werden, so wäre nach allem Vorhergehenden auf Grund der Analogie mit den Insekten zu erwarten, daß das hypothetische Element bei einer der beiden Spermatocytenteilungen ganz in die eine Tochterzelle übergeht. Von diesem entscheidenden Vorgang wäre deshalb nichts wahrzunehmen, weil wir für diese Stadien das x-Chromosoma mit einer Tetrade ununterscheidbar verbunden zu denken hätten. Man könnte höchstens erwarten, daß — bei *bivalens* — diejenige Tetrade, welche das x-Chromosoma enthielte, daran zu erkennen sein müßte, daß sie aus zwei längeren und zwei kürzeren Stäbchen bestände. Bilder, welche dieser Forderung entsprechen könnten, kommen in der Tat vor. Allein, nachdem ich gefunden habe ('04, S. 77, Fig. 71), daß auch die Tetraden der ersten Oocyten-Teilung von *Ascaris meg. bivalens* aus zwei kürzeren und zwei längeren Stäbchen bestehen können, wohl entsprechend der allgemeinen Variabilität der Chromosomengröße bei *Ascaris*, ist auch dieses Kriterium für die Prüfung unsrer Frage nicht zu verwerten.

Sollte sich die ausgesprochene Vermutung bestätigen, so wäre *Ascaris* voraussichtlich dem Wilsonschen Typus *Protenor* zu vergleichen: das eine Geschlecht besitzt ein besonderes Chromosoma, das im andern kein Homologon hat (E. B. Wilson '06). Allein darin würde sich *Ascaris* von *Protenor* und überhaupt von allen in Frage

kommenden Insekten unterscheiden, daß das Geschlecht, dem ein Plus von Chromatin zukäme, allem Anschein nach nicht das Weibchen wäre, sondern das Männchen.

Es wird fast überflüssig sein, hier nochmals das durchaus Hypothetische dieser ganzen Betrachtung hervorzuheben. Nur der Umstand, daß für zwei so entferntstehende Tiergruppen, wie die Insekten und Seeigel (Baltzer '08, '09), dort zweierlei durch ihren Chromatinbestand unterschiedene Arten von Spermien, hier von Eiern, nachgewiesen sind, kann unsrer Argumentation eine gewisse Berechtigung verleihen. Vielleicht vermag nun an diesem Punkt die Untersuchung andrer Nematoden unterstützend einzusetzen.

Würzburg, Mai 1909.

II.

Rascher als ich beim Niederschreiben vorstehender Mitteilung zu hoffen gewagt hatte, hat sich die am Schluß ausgesprochene Erwartung bestätigt. Bei Beobachtungen, die ich gemeinsam mit Herrn A. Gulick an einer *Heterakis* des Fasans angestellt habe, ergaben sich zwischen den beiden Geschlechtern genau die gleichen Unterschiede des Chromatinzyklus, wie sie für gewisse Insekten festgestellt worden sind.

Schon die ruhenden Kerne der Spermatocyten I. Ordnung sind bei *Heterakis* dadurch auffallend, daß sie neben dem typischen Gerüst einen kompakten Chromatinkörper von länglicher Form enthalten. In die Äquatorialplatte der ersten Spermatocytenteilung gehen fünf Elemente ein: vier ungefähr gleich große, deutlich aus zwei Hälften zusammengesetzt, und ein einheitliches kleineres »Heterochromosoma.« Während die vier bivalenten Elemente halbiert werden, geht das Heterochromosoma ungespalten in die eine Tochterzelle über. Es gibt also zweierlei Spermatocyten II. Ordnung, solche mit vier und solche mit fünf Elementen. Diese Differenz wird durch die zweite Teilung auf die Spermatiden übertragen und scheint noch in den fertigen Spermien in verschiedener Größe des kugeligen homogenen Kerns zum Ausdruck zu kommen.

Im Keimbläschen und in den Richtungsspindeln haben wir ausnahmslos fünf Chromosomen gezählt. Die nichtreduzierte Chromosomenzahl ist im Männchen, nach einer Zählung an einer sehr günstigen, in Teilung begriffenen Spermatogonie, neun. Im Weibchen konnte sie bis jetzt nicht exakt festgestellt werden.

Allein schon die bisherigen Ermittelungen genügen, um die Aussage zu gestatten, daß der Chromatinzyklus dieses Nematoden genau dem von E. B. WILSON (06) für gewisse Hemipteren — Typus *Protenor* — nachgewiesenen Zyklus entspricht. Es gibt bei unsrer *Heterakis*-Art einerlei Eier, mit fünf Chromosomen, zweierlei Spermien, solche mit fünf und solche mit vier Chromosomen. Befruchtung eines Eies durch ein Spermium mit fünf Chromosomen führt zur Entstehung eines Weibchens, durch ein Spermium mit vier Elementen zur Bildung eines Männchens.

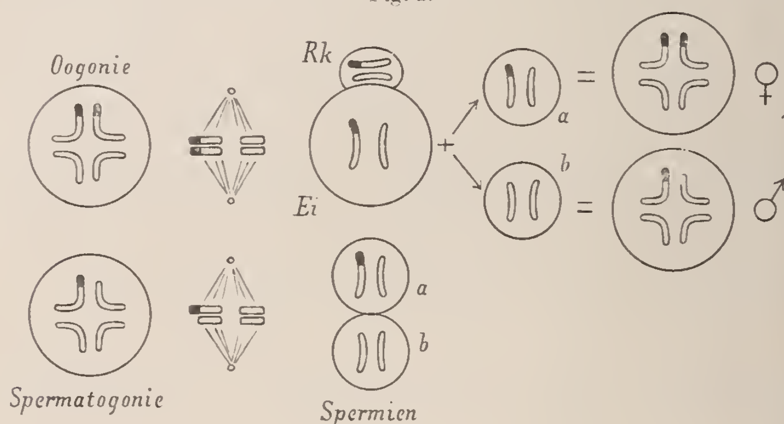
Von dem gewonnenen Standpunkt aus seien nun nochmals die Verhältnisse bei *Ascaris megalocephala* ins Auge gefaßt. Wie oben dargelegt, hat das gelegentliche Vorkommen eines besonderen kleinen Chromosoma in den Eiern des Pferdespulwurms den Gedanken hervorgerufen, daß es sich hier um ein zur Geschlechtsbestimmung in Beziehung stehendes Element handle, und diese Vermutung hat dazu geführt, die Untersuchung verwandter Formen in Angriff zu nehmen. Nachdem bei *Heterakis* die Existenz von »Geschlechtschromosomen« mit vollster Sicherheit nachgewiesen werden konnte, wird dieser Befund jetzt rückwirkend kaum mehr einen Zweifel lassen, daß jene Vermutung für *Ascaris megalocephala* in der Tat richtig war.

In den Einzelheiten aber wird das oben Gesagte, dem ich seine ursprüngliche Fassung nicht nehmen wollte, erheblich modifiziert werden müssen. Seit E. B. WILSON ('06) den Chromatinzyklus der Insekten aufgeklärt hat, wissen wir, daß nicht, wie noch MC CLUNG ('02) angenommen hatte, das männliche, sondern das weibliche Geschlecht durch ein Plus von Chromatin ausgezeichnet ist. Alle seitherigen Erfahrungen an Insekten stimmen damit überein. Die soeben für *Heterakis* mitgeteilten Verhältnisse bestätigen diesen Punkt abermals[1]). Bei solcher Übereinstimmung ist es schwer zu glauben, daß, wie oben vermutet, bei *Ascaris megalocephala* nun umgekehrt das Männchen ein überzähliges Chromatinelement besitzen sollte. Und es fragt sich also, ob und wie die Zustände von *Ascaris* mit denen

1) Als ich meinen Vortrag: »Über Beziehungen des Chromatins zur Geschlechtsbestimmung« ('09) niederschrieb, hatte ich aus den Tabellen Dr. BALTZERS ('09), der damals nicht in Würzburg war, entnehmen zu können geglaubt, daß auch bei den Echiniden im weiblichen Geschlecht, wenn auch nur um ein Minimum, mehr Chromatin vorhanden sei, als im männlichen. Herr Dr. BALTZER hat mich seither überzeugt, daß dieser Schluß aus den von ihm ausgeführten Messungen nicht gezogen werden kann. Die Frage muß einstweilen unentschieden bleiben.

von *Heterakis* in Einklang gebracht werden können. Folgende Hypothese scheint mir einstweilen die meiste Wahrscheinlichkeit zu besitzen. Wir mußten schon oben annehmen, daß beim Pferdespulwurm die Geschlechtschromosomen, von relativ seltenen Ausnahmen abgesehen, mit in die langen Chromosomen ununterscheidbar einbezogen sind. Ich nehme nun an, daß, wie es in untenstehender Fig. 2, in Anlehnung an die Wilsonschen Diagramme, schematisch dargestellt ist, in den Keimbahnzellen des Weibchens (vor der Reduktion) zwei von den vier langen Chromosomen ein x-Chromosoma enthalten, das im Schema durch schwarze Farbe von dem übrigen Teil des Chromosoma unterschieden ist. Im Männchen wäre nur eines der vier

Fig. 2.



Chromosomen mit einem solchen x-Element ausgestattet. Zum Zweck der Reduktion vereinigen sich im Weibchen die beiden Träger des x-Elements, während im Männchen die Paarung mit einem der drei indifferenten Chromosomen stattfindet. Der Effekt bei der Reduktion und bei der nächsten Befruchtung ergibt sich aus dem Schema[1]).

Dasjenige, was uns diese Verhältnisse andeutungsweise zur Kenntnis bringt, wäre dieses, daß das x-Element im männlichen Geschlecht eine Neigung besitzt, sich auf gewißen Stadien von seinem Genossen zu trennen, wogegen im weiblichen Geschlecht eine solche Tendenz nur höchst selten aufzutreten scheint. Man könnte diesen Unterschied vielleicht aus den besonderen Bedingungen erklären,

[1]) Die Zustände der Varietät *univalens* leiten sich aus dem Schema für *bivalens* einfach in der Weise ab, daß in beiden Geschlechtern zwei indifferente Chromosomen fehlen würden.

unter denen die Chromosomen in den Spermien stehen. Während im ganzen übrigen Lebenszyklus, und beim Weibchen durchgehends, das Chromatin entweder in Form der isolierten Körperchen der Mitosen vorliegt oder sich im aufgelockerten sog. Ruhestadium befindet, tritt im Kern der Spermie jene besondere Konzentration ein, die alle Chromosomen zu einem einheitlichen homogenen Körper verschmolzen erscheinen läßt. Wir können nicht zweifeln, daß auch in diesem scheinbar homogenen Kern des Spermiums jedes Chromosoma seine Selbständigkeit bewahrt; aber alle werden aufs dichteste zusammengepreßt. Dabei kommen vielleicht die beiden bei *Ascaris megalacephala bivalens* stets selbständigen Chromosomen in ebenso engen Kontakt wie das x-Element mit seinem Genossen. Und nun, wenn die Auflockerung wieder erfolgt, ließe sich denken, daß das Moment, das zur gegenseitigen Abstoßung führt, sich auch zwischen dem x-Element und seinem Genossen geltend macht, um so mehr, als ja anzunehmen ist, daß dieses Element bei den Vorfahren von *Ascaris* ebenso selbständig war wie bei *Heterakis.*

Diese Deutung scheint mir noch darin eine gewisse Stütze zu finden, daß sich bei der Varietät *univalens* das x-Chromosoma so gut wie nie gezeigt hat. Hier, wo der Spermienkern nur aus einem »Chromosoma« besteht, fällt jener Vorgang gegenseitiger Abstoßung, wie er für die zwei Elemente von *bivalens* besteht, weg; und so könnte hier auch für das x-Element die Anregung, sich von seinem Genossen loszulösen, fehlen.

Hat sich das x-Element einmal von seinem Genossen getrennt, so kann es sich, wie aus den Beobachtungen von Miss Boring zu schließen ist, durch mehrere Zellgenerationen selbständig erhalten, bis es wohl früher oder später wieder den Anschluß an eines der langen Chromosomen findet, wobei noch die Frage offen bliebe, ob dies immer das nämliche ist.

Es ist oben betont worden, daß das x-Element, außer im befruchteten Ei und den frühen Embryonalstadien, von uns nur noch in ein paar Spermatogonienteilungen beobachtet worden ist. Dieser Befund müßte nach der neuen Auffassung der Verhältnisse seine ihm oben zugeschriebene Bedeutung verlieren. Denn die ursprüngliche Vorstellung, daß ein in den Spermatogonienmitosen auftretendes kleines Chromosoma ein Abkömmling desjenigen sei, welches das befruchtete Ei aus dem Spermakern bezogen hat, wird jetzt hinfällig, da ja die Männchen gerade aus denjenigen Eiern hervorgehen sollen, welche durch ein Spermium ohne x-Chromosoma befruchtet

worden sind. Wenn also in einer Spermatogonie ein solches Element gefunden wird, so muß es aus dem Eikern stammen. Dann ist aber nicht einzusehen, warum es sich nicht auch in den Oogonien gelegentlich loslösen sollte.

Hier sind vor allem weitere Beobachtungen nötig; und dabei könnte vielleicht ein mir bisher rätselhafter Befund, den ich vor 23 Jahren gemacht habe, von Bedeutung werden. Es findet sich darüber im III. Heft der Zellenstudien ('90, S. 63) folgende Angabe: »Ich habe (in einem bestimmten Material von *Ascaris meg. bivalens*) sehr häufig in solchen Keimbläschen, welche bereits die beiden vierteiligen, für die erste Richtungsspindel bestimmten Chromosomen erkennen ließen, neben diesen noch zwei viel kleinere, kugelige, ganz ebenso intensiv färbbare Körperchen gefunden, welche später auf eine mir noch unbekannte Weise verschwinden.« Leider sind diese alten Glyzerinpräparate zugrunde gegangen; später ist mir niemals mehr etwas Ähnliches zu Gesicht gekommen. Aber liegt nun nicht nach allem, was wir seither erfahren haben, der Schluß sehr nahe, daß diese beiden kleinen Chromatinkörperchen, an deren regelmäßiges Vorkommen und häufige enge Nachbarschaft in jenem Material ich mich noch sehr gut zu erinnern glaube, die beiden »Idiochromosomen« des weiblichen Spulwurms gewesen sind?

Mit ein paar Worten sei noch die Diminutionsfrage berührt. Wenn die vorgetragene Auffassung richtig ist, wird man annehmen müssen, daß das x-Chromosoma, wo es nicht selbständig auftritt, an das Ende eines der großen Chromosomen angefügt ist. Ist dies aber der Fall, so wird es bei der Diminution mit abgestoßen. Die somatischen Zellen würden nichts davon besitzen. Die sekundären Geschlechtsorgane, die aus somatischen Zellen zusammengesetzt sind, könnten also ihren männlichen oder weiblichen Sexualcharakter nicht von spezifischen Geschlechtschromosomen ihrer Zellen erhalten.

Schon früher ('04) habe ich, vor allem wegen des in den Ursoma-Zellen von *Ascaris megalocephala* stattfindenden Zerfalls des großen »generativen« Chromosoma in die kleinen »somatischen«, die Vermutung geäußert, daß wir in jenem großen Gebilde eine Assoziation von ursprünglich selbständigen Chromosomen vor uns haben. Die neuen Befunde legen, wie oben ausgeführt worden ist, in andrer Weise abermals den Gedanken solcher Assoziation nahe und sind darin im Einklang mit den Erfahrungen an Insekten, wo ähnliche Assoziationen teils nachgewiesen, teils mehr oder weniger wahrscheinlich gemacht worden sind (Mc Clung, E. B. Wilson,

Payne, von Baehr, Morgan). Wird durch solche Vorkommnisse die Deutung der Beobachtungen in manchen Fällen sehr erschwert, so geben sie uns auf der andern Seite doch die Berechtigung, an der Möglichkeit prinzipieller Übereinstimmung auch dort festzuhalten, wo der Augenschein sie auszuschließen scheint.

Würzburg, Oktober 1909.

Literatur.

Baltzer, F. '08. Über Größe und Form der Chromosomen bei Seeigeleiern. Verh. Deutsche Zool. Ges. in Stuttgart.

—— '09. Die Chromosomen von Strongylocentrotus lividus und Echinus microtuberculatus. Arch. f. Zellforschung. Bd. II.

Boring, A. M. '09. A Small Chromosome in Ascaris megalocephala. Arch. f. Zellforschung. Bd. IV.

Boveri, Th. '87. Zellenstudien I. Jena.

—— '88. Zellenstudien II. Jena.

—— '90. » III. »

—— '99. Die Entwicklung von Ascaris meg. mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschr. f. C. von Kupffer.

—— '04. Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena.

—— '09. Über Beziehungen des Chromatins zur Geschlechtsbestimmung. Sitz.-Ber. d. Phys.-med. Ges. Würzburg. Jahrg. 1908/09.

Mc Clung, C. E. '02. The Accessory Chromosome — Sex Determinant? Biol. Bull. III.

Morgan, T. H. '09. Sex Determination and Parthenogenesis in Phylloxerans and Aphids. Science. N. S. XXIX. No. 73b.

Wilson, E. B. '06. Studies on Chromosomes III. Journ. Exper. Zool. III.

Entwicklung der Nesselzellen bei Anemonia.

(Ein Beitrag zur Physiologie des Zellkerns.)

Von

Dr. Theodor Moroff.

Mitteilung aus der k. k. Zoologischen Station Triest.

Hierzu 57 Textfiguren.

Obwohl die Literatur über die Entstehung der Nesselzellen bei Coelenteraten sehr reich ist, harren in bezug auf die Entwicklung dieser Organe noch einige Fragen ihrer Lösung; so z. B. das Verhalten des Zellkerns während der Entstehung der Nesselkapseln oder die Art und Weise, wie der Nesselfaden angelegt wird, worüber die Ansichten der einzelnen Autoren weit auseinandergehen. Andrerseits sind bei Actinien zwei Typen von Nesselzellen beschrieben worden: nämlich Spirocyten (dünnwandige Cniden, Cnidae cochleatae) und gewöhnliche Nesselzellen — Nematocyten. Von den ersteren weiß man weder die Entwicklung noch die Funktion, von den letzteren ist die Entwicklung sehr unvollständig bekannt.

Bei meinen Untersuchungen habe ich mich vornehmlich auf *Anemonia sulcata* beschränkt. Da es sich herausgestellt hat, daß der Faden der Nesselzellen bei dieser Form nicht extrakapsulär sondern intrakapsulär angelegt wird, schien es mir als sehr unwahrscheinlich, daß bei der naheverwandten Gattung *Aiptasia* sich die Sache in dieser Hinsicht anders verhalten soll. Für letztere Form hat bekanntlich Iwanzoff angegeben, daß der Faden zuerst außerhalb angelegt wird und erst während der Bildung fertig oder halbfertig in die Kapsel eingezogen wird. Vergleichsweise habe ich daher auch diese Gattung zu meinen Beobachtungen herangezogen.

Bei meinen Untersuchungen habe ich mich ferner nur auf die Tentakeln beschränkt, da ich sie für die Lösung der gestellten Frage für völlig ausreichend halte. Ich fixierte in Sublimateisessig, Chrom-Osmium-Essigsäuregemisch nach FLEMMING und BENDA. Gefärbt wurde mit Hämatoxylin GRENACHER, Eisenhämatoxylin, mit den Dreifarbengemisch Safranin-Orange-Gentianaviolett nach FLEMMING und nach BENDAS Methode. Jede der Färbungsmethoden hat ihre Vorzüge. Eisenhämatoxylin erwies sich als am vorteilhaftesten für die erste Entstehung der Cnidoblasten; für die weitere Entwicklung der letzteren zeigte die BENDA-Färbung manche Vorzüge.

Die fertigen Nesselzellen.

Bevor ich zur Darstellung der Entwicklung dieser Organe schreite, will ich zuerst einiges über ihre Struktur vorausschicken.

Bei Actinien existieren, wie bekannt, zwei Arten von Nesselorganen; die sich durch ihre Struktur scharf voneinander unterscheiden. Diese Unterschiede wurden zuerst von den Brüdern HERTWIG hervorgehoben. Die eine Art von Nesselzellen haben sie als Nesselkapseln mit deutlichem Spiralfaden und dünner Wand beschrieben, das sind die zuerst von GOSSE als »Cnidae cochleatae« und später von BEDOT als Spirocyten bezeichneten Gebilde. Die andre Cnidenart stimmt in ihrem Bau mit den von den übrigen Coelenteraten beschriebenen Cniden überein. Von den Brüdern HERTWIG wurden sie als Nesselkapseln beschrieben, welche von einer festen Membran umgeben sind, deren Faden im eingerollten Zustand undeutlich zu sehen ist.

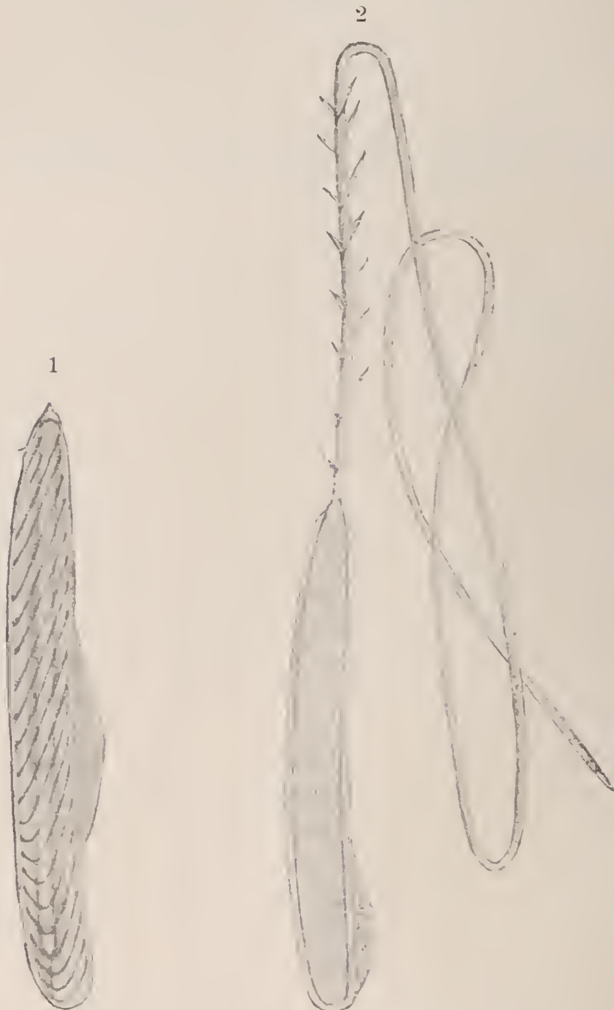
Ausführlicher mit den Cniden bei Actinien haben sich jedoch nur BEDOT (96) und IWANZOFF (96) befaßt, denen wir unsre Kenntnisse über die Struktur dieser Organe verdanken. Den Untersuchungen dieser Autoren kann ich in dieser Hinsicht nichts Neues hinzufügen; ich kann nur ihre Angaben bestätigen. Daher werde ich mich sehr kurz fassen und auf die Struktur der Cniden nur insoweit eingehen, als es mir für das Verständnis der bei der Entwicklung zur Darstellung kommenden Verhältnisse notwendig erscheint.

Die Spirocyte präsentiert sich als eine dünnwandige zylindrische Kapsel, deren Achse von einem spiralig eingerollten, verhältnismäßig dicken Faden eingenommen wird; letzterer scheint solid zu sein, d. h. er weist in seiner Achse keinen Kanal auf. Mit dem einen Ende ist der Spiralfaden an dem oberen distalen Ende der Kapsel befestigt, mit dem andern an dem hinteren Ende derselben; doch kann

er hier und da, wie dies von den früheren Autoren richtig angegeben wird, frei endigen.

Beim Entladen dieser Cnide wird zuerst der Deckel abgeworfen

Fig. A.



Anemonia sulcata. Zwei Nematocyten lebend. 1 Spiralfaden eingerollt. 2 Spiralfaden ausgeschleudert.

und der Faden infolge seiner eigenen Elastizität aus der Kapsel herausgeschleudert, ohne daß er dabei eine Umstülpung erfährt; in den meisten Fällen wird nur seine vordere Hälfte ausgestreckt, die hintere bleibt dagegen auch weiter eingerollt. An mit Eosin ge-

färbten Präparaten färbt sich nur der Faden und teilweise die Wand der Kapsel sehr stark. Der übrige Inhalt bleibt ungefärbt. IWANZOFF nimmt an, daß die Kapsel von einer durchsichtigen Flüssigkeit erfüllt ist.

Die zweite Art der Cniden, die Nematocyten, zeichnen sich durch die Dicke der Kapselwand aus. SCHNEIDER hat als erster erkannt, daß diese Wand aus zwei Schichten besteht. Die innere bezeichnet er als Propria, sie schließt das Sekret in sich ein. Als deren Fortsetzung ist der Schlauch bzw. der Faden anzusehen, daher steht sie in inniger Beziehung mit der Entwicklung des Cnidariums. Die äussere Wand, die Sklera, hat hingegen nur eine schützende und isolierende Bedeutung; dementsprechend ist sie homogen, strukturlos und elastisch; sie wird auch viel später ausgeschieden. Nach IWANZOFF stellt der Faden eine direkte Fortsetzung der Sklera dar. Mit SCHNEIDER halte ich diese Ansicht IWANZOFFS für unrichtig. Meinen Beobachtungen nach stellt der Faden eine Fortsetzung der inneren Schicht dar, oder mit andern Worten: Die Sklera ist nur als eine Ausscheidung der Kapsel anzusehen und hört an der Basis des Fadens auf.

Der Spiralfaden ist hier viel feiner und länger als bei den Spirocyten. Im eingerollten Zustande ist er auch noch viel schwieriger zu sehen (Fig. A). An dem herausgeschleuderten Faden sind zwei Teile zu unterscheiden. Der erste, der basale Teil, hat ungefähr die Länge der Kapsel und ist um etwas stärker als der übrige. Er zeichnet sich dadurch aus, daß an ihm sehr feine, etwas nach vorne oder nach hinten gerichtete Härchen vorhanden sind, welche eine spiralige Anordnung aufweisen (Fig. A). Im eingezogenen Zustande nimmt dieser Fadenteil in der Kapsel eine centrale Stellung ein und bildet die Achse; daher wurde er als Centralstab bezeichnet. Um ihn herum ist der Rest des Fadens eingerollt; letzterer ist etwas dünner und glatt, d. h. es sind an ihm keine Härchen zu konstatieren.

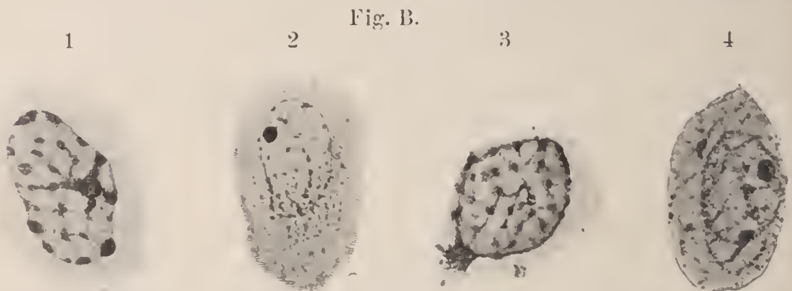
Am hinteren Ende oder in der hinteren Hälfte der Kapsel sieht man für gewöhnlich einen kleinen länglichen Kern, oft ist er jedoch nicht zu konstatieren; wie es scheint, fehlt er in solchen Fällen vollkommen.

Anlage der Nesselkapseln.

Die Anlage der Nesselorgane findet nicht genau an der Verbrauchsstelle statt, vielmehr werden sie an andern Stellen gebildet und gelangen erst durch eine Wanderung an den Verbrauchsort.

Bei *Anemonia sulcata* legen sich diese Organe an der Grenze zwischen Stützblatt (Mesenchym) und Ectoderm an. Die Zellen, welche dazu verwendet werden, sind meistens dem Stützblatt angeschmiegt oder ein wenig im Epithel eingerückt. In der Regel weisen sie einen kleinen Kern auf. Letzterer weist ein achromatisches Gerüst auf, in dem eine Anzahl kleiner Chromatinkörnchen verteilt sind; er färbt sich schwach; da in seiner Umgebung keine Struktur festzustellen und sonst alles hell, ungefärbt ist, kann man nicht feststellen, ob eine Plasmaschicht vorhanden ist oder der Kern allein die Zelle repräsentiert. Ich bin geneigt, letzteres als das Wahrscheinlichere anzunehmen. Man sieht zwar in der Nähe der Kerne sich stärker färbende Fäden verlaufen; letztere können jedoch nicht als

Fig. B.



Anemonia sulcata. Kerne während der Auswanderung der Chromidien zur Bildung der Nematocyten

Zellgrenzen angesehen werden, sie sind vielmehr als Stützfasern zu deuten, welche von der Mesenchymschicht entspringen und gegen die Oberfläche zu verlaufen.

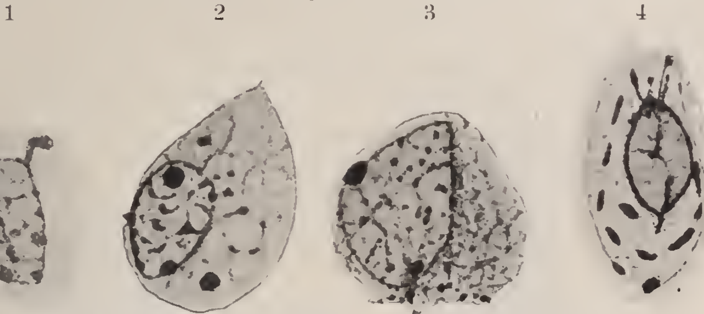
Die Kernvermehrung findet, wie es scheint, auf amitotischem Wege statt, wobei der Kern in zwei oder manchmal in mehrere Stücke auf einmal zerfallen kann. In einem Falle habe ich allerdings ein Bild gesehen, welches auf eine Mitose hindeutet (Anaphase).

Die Bilder, die man bei der Anlage der Nesselkapsel zu sehen bekommt, weisen eine beträchtliche Mannigfaltigkeit auf.

Meistens erfährt der Kern zuerst eine Chromatinanreicherung; es treten in seinem achromatischen Gerüst eine größere Anzahl von Körnchen auf, welche sich mehr an der Kernperipherie verteilen (Fig. B_1). In der Regel ist ein größeres Chromatinkörnchen im Kern zu sehen, das man als Nucleolus ansehen könnte. Die zuerst gebildeten Körnchen treten aus dem Kern heraus und verteilen sich im Plasma, welches jetzt als eine ganz schmale Schicht um ersteren zu konstatieren ist (Fig. B_{2-4}). An Stelle der ausgetretenen Körn-

chen entstehen neue, welche ebenfalls bald ins Plasma übertreten. In vielen Fällen sind die Chromatinkörnchen an der Peripherie des Kerns so dicht nebeneinander eingehäuft, daß die Kerngrenze wie eine mehr oder minder dicke, stark färbbare Schicht aussieht, von

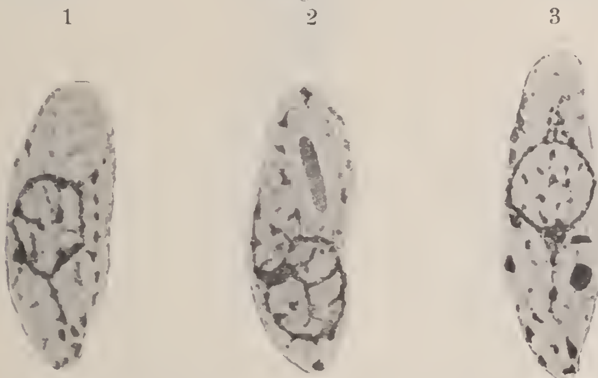
Fig. C.



Anemonia sulcata. Auswanderung der Chromidien aus dem Kern zur Bildung der Nematocyten.

welcher längere und kürzere Auswüchse nach außen vorragen (Fig. C_{1-4}); letztere lösen sich bald ab und verteilen sich im Plasma als Körnchen oder Stäbchen. Manchmal sieht man längere faserförmige Stränge von der Kernoberfläche abgehen, die an die soge-

Fig. D.



Anemonia sulcata. Auswanderung der Chromidien aus dem Kern zur Bildung der Nematocyten.

nannten Basalfilamente erinnern, die MATHEWS in den Pankreaszellen von *Necturus* beschrieben hat (Fig. D_{1-3}).

Der Kernnucleolus dürfte ebenfalls auswandern und an dessen Stelle ein neuer auftreten; man sieht nämlich nicht selten gleichzeitig zwei oder drei Nucleolen in einem Kerne; offenbar sind sie

im Begriff, aus dem letzteren auszutreten; während der Wanderung zur Oberfläche nehmen die Nucleoli an Größe zu, wobei sie sich stabförmig verlängern. Letztere verbleiben gewöhnlich eine Zeitlang an der Kernoberfläche, wo man sie oft zu Gesicht bekommt (Fig. E_{1-3}).

Durch diese lebhafte Kerntätigkeit entstehen in der Umgebung des Kerns eine größere Anzahl von Chromatinpartikelchen (Chromidien), welche in bezug auf ihre Größe und Form weitgehende Schwankungen aufweisen. Ihre Menge ist in den einzelnen Fällen recht verschieden. Zwischen diesen Körnchen ist in Form von Staub eine größere Menge von Chromatin im Plasma zerstreut, was man aus dem stärkeren Färbungsvermögen des letzteren erschliessen kann.

Fig. E.



Anemonia sulcata. Verschiedene Stadien der Chromidienauswanderung zur Bildung der Nematocyten.

Möglicherweise ist dieses diffus verteilte Chromatin durch einen Zerfall der größeren Körnchen zustande gekommen (F_{1-4}).

Nicht selten begegnet man auch Fällen, wo nur auf einer Seite des Kerns eine Anhäufung des Chromatins stattfindet (Fig. $G_{1,2}$). Durch Hinzutreten neuer Körnchen wird diese Stelle immer größer, wobei das Gebilde sich etwas in die Länge streckt und eine zapfenförmige Gestalt bekommt (Fig. G_2). Aus dieser Figur ist deutlich zu entnehmen, daß es sich noch im Kerninnern befindet. Bald darauf erfolgt, wie es scheint, durch Auflockerung ein bedeutendes Heranwachsen der Nesselkapselanlage, wobei sie aus dem Kerne herausfällt.

Manchmal scheint es, als ob der ganze Kern zur Bildung der Cnidenanlage verwendet würde. In einem solchen Falle treten in

ihm eine beträchtliche Anzahl von größeren Körnchen auf, die sich in seinem Innern und auf seiner Oberfläche verteilen. Zwischen diesen Körnchen findet sich außerdem noch Chromatin in diffusem Zustande. Dadurch erscheint der Kern sehr stark gefärbt; er wird hyperchromatisch und nimmt beträchtlich an Größe zu, wodurch er nach und nach das Aussehen eines Chromidienhaufens bekommt

Fig. F.



Anemonia sulcata. Verschiedene Stadien der Chromidienauswanderung zur Bildung der Nematocyten.

(Fig. G_4). Man sieht in der Tat oft fertige Nesselkapseln, die keinen Kern mehr aufweisen, möglicherweise ist letzterer vollkommen zu deren Bildung verwendet worden.

Oft begegnet man auch Fällen, wo die Chromatinkörnchen nicht aus dem Kern auswandern, sondern an der Kernperipherie längere Zeit verweilen, wobei sie sich in einer Reihe anordnen. Dadurch

entsteht zuerst ein längerer Faden, welcher sich dicht an die Kernoberfläche anschmiegt (Fig. H_{1-2}). In vielen Fällen verläuft das eine Ende desselben noch im Kern. In Fig. H_3 ist ein Kern gezeichnet,

Fig. G.



Anemonia sulcata. 1—3 Die die Nesselkapseln liefernden Chromidien verbleiben zuerst im Kern. 4 Der ganze Kern löst sich in Chromidien auf.

in welchem die Chromatinkörnchen eine mehr periphere Lage einnehmen; die meisten von ihnen zeigen bereits eine deutliche reihenförmige Anordnung. Namentlich eine größere Anzahl von ihnen bilden bereits einen deutlichen kettenförmigen Strang, der von einem

Fig. H.



Anemonia sulcata. Die Chromidien verbleiben zuerst im Kern und ordnen sich fadenförmig an zur Bildung der Spirocyten.

hellen Hof umgeben ist; das ganze Gebilde befindet sich noch im Kern, und ich deute es als die erste Anlage des die Nesselkapsel liefernden Fadens. In Fig. H_4 ist ein bedeutend herangewachsener Kern gezeichnet, in dem eine größere Vacuole zu sehen ist. Die

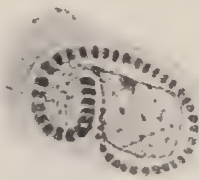
meisten Chromatinkörnchen sind in einer Reihe angeordnet; der größte Teil der letzteren schmiegt sich dicht der Oberfläche an; nur das dünnere Ende der Reihe befindet sich noch im Kern und läuft zu einem nucleolusähnlichen Chromatinkörnchen hin. In Fig. H_5 sieht man ebenfalls am Kernrande mehrere Körnchen, welche in einer deutlichen Reihe angeordnet sind. Aus den angeführten Bildern ist ohne Zweifel zu ersehen, daß der Chromatinfaden oder die Körnchen, die ihn zusammensetzen, im Kern gebildet werden, sich jedoch, wie es scheint, an der Peripherie desselben länger aufhalten. Schließlich tritt aber dieser Faden ins Plasma über, wobei

Fig. J.

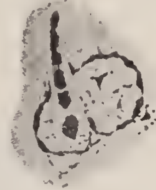
1



2



3



Anemonia sulcata. Der die Spirocyte liefernde Faden ist aus dem Kern ausgetreten und um ihn eingerollt.

er in den meisten Fällen seinen ursprünglichen Verlauf um den Kern herum bewahrt (Fig. J_{1-2}).

Manchmal jedoch wächst der Faden allmählich aus dem Kern heraus; in solchen Fällen sieht man nur eine geringere Anzahl von Körnchen außerhalb des Kerns; der noch in dem Kern steckende Faden bildet eine direkte Fortsetzung des äußeren Anteils (Fig. J_3). Offenbar rücken die inneren Körnchen aus dem Kern heraus, wobei neue Körnchen entstehen, die sich am inneren Fadenende anreihen. Möglicherweise werden manche von ihnen vom Nucleolus selbst abgeschnürt. Nicht selten streckt sich frühzeitig der im Kern gebildete Faden in die Länge, wodurch er nur mit dem einen Ende dem Kern ansitzt oder sich darin befindet (Fig. K_{1-2}).

Durch die reihenförmige Anordnung der Chromatinkörnchen bekommt der Faden das Aussehen einer Muskelfibrille (Fig. K_{1-2}); die Ähnlichkeit wird umso größer, wenn schmälere und breitere Körnchen miteinander alternieren, wodurch Q. und Z. vorgetäuscht werden, wie dies aus Fig. K_3 zu entnehmen ist. Für gewöhnlich

befindet sich der Faden in einer hellen Vacuole, die ihn in seiner ganzen Länge überzieht.

Das Bemerkenswerte ist, daß die auf die soeben beschriebene Weise gebildeten Stäbchen (Fäden) allein die Anlage der Nesselkapseln darstellen, d. h. es treten außerdem keine Chromatinkörnchen mehr aus dem Kern heraus, die sich zu diesem Faden gesellen könnten, in diesem Falle werden auch weit weniger Chromidien aus dem Kern ausgeschieden. Letztere nehmen außerdem einen andern Entwicklungsgang als die übrigen Nesselkapselanlagen und liefern die Spirocyten; die in weit größerer Menge ausgeschiedenen

Fig. K.



Anemonia sulcata. Der Faden hat sich ausgestreckt. Spirocytenbildung.

Chromidien, die früher beschrieben wurden, wandeln sich hingegen in die Nematocyten um.

Nach der Ausscheidung der Chromidien ist der Kern sehr klein, nicht selten wird er, wie es scheint, verbraucht.

Über die erste Anlage der Nesselkapseln sind die Angaben der meisten Autoren ziemlich übereinstimmend. Danach tritt sie als eine helle Vacuole, dicht am Kern angeschmiegt, hervor. In letztere wächst nach Chun ein Plasmazapfen hinein, welcher zur Kapsel wird. Nach Schneider tritt die erste Cnidenanlage als ein winziges Körperchen von kugelig eiförmiger Gestalt auf, welches dicht am Kerne angeschmiegt ist; auch die meisten übrigen Autoren lassen die erste Anlage neben dem Kern entstehen. Von Murbach wird sie hingegen als ein kleines längliches oder fast kugeliges, hellglänzendes Körperchen dargestellt, welches sich im Innern des Kerns bildet.

In manchen Fällen hat er sogar die Abschnürung desselben vom Nucleolus in Form eines Stäbchens gesehen. Manchmal, wo mehrere Nucleolen im Kerne vorhanden sind, dürften sich auch einige derselben zur Bildung des fraglichen Körperchens miteinander vereinigen. Nach diesem Autor entsteht also die erste Anlage der Kapsel aus dem Kern und ist als eine Art Teilung aufzufassen, bei der aber nur ein verhältnismäßig kleiner Teil der Kernsubstanz in Verwendung kommt.

Murbachs Angaben wurden von den späteren Autoren nicht bestätigt, ja von Schneider direkt als falsch hingestellt. Meine Beobachtungen stimmen aber mit Murbachs Angaben im Prinzip überein. Auch bei meinen Objekten verdanken die stärkeren Stäbchen ihre Entstehung ebenfalls den Nucleolen. Außerdem dürften die kleinen Chromatinkörnchen, die die übrigen Chromidien liefern, physiologisch kaum von den Nucleolen stark abweichende Gebilde sein, letztere zeichnen sich nur durch beträchtlichere Größe aus[1].

Das Auffallendste ist, daß für keine andre Form die erste Cnidenanlage durch Bildung einer so großen Menge von Chromidien angegeben wird. In dieser Hinsicht stimmt der Bildungs(Entstehungs)-prozeß der Nesselzellen mit der Sekretion der Drüsenzellen überein, bei denen ebenfalls eine größere Menge von Chromatin in Form von Fäden oder Körnchen bei Beginn der Sekretion aus dem Kern auswandern dürfte. Dadurch gewinnt die von von Lendenfeld ausgesprochene Auffassung, daß die Nesselzellen umgewandelte Drüsenzellen darstellen, sehr an Boden.

Entwicklung der Nematocyten.

Die ins Plasma in größerer Menge übergetretenen Chromidien sind zuerst gleichmäßiger zerstreut. Bald zeigt ein Teil von ihnen, besonders die größeren, eine Tendenz, sich reihenweise anzuordnen, wobei die größten unter ihnen sich zu einer gesonderten Reihe ordnen und dadurch einen längeren und dickeren Stab bilden (Fig. L_1). Anfangs kann man seine Komponenten noch unterscheiden, da die

---

[1]) Herr Dr. R. Goldschmidt war so liebenswürdig, mich auf die Arbeit Wassilieffs — Japanische Actinien — aufmerksam zu machen, in welcher sehr interessante Angaben über die Entwicklung der Nesselzellen gemacht werden. Nach seinen Beobachtungen hält es Wassilieff für sehr wahrscheinlich, daß die Nesselkapseln aus Chromidien entstehen, welche in Form von Nucleolen aus dem Kern auswandern. Offenbar ist in dieser Hinsicht *Ilyanthopsis elegans* ein sehr günstiges Objekt. Die von ihm in Figur 40*a*—*b* reproduzierten Bilder bestärken uns sehr in unsrer Vermutung. (Anmerkung bei der Korrektur.)

Stäbchen oder Körnchen durch helle Streifen voneinander getrennt sind (Fig. L_2). Bald jedoch stoßen sie dicht aneinander, oder es tritt zwischen ihnen eine sich immer stärker färbende Substanz auf, wodurch das einheitliche Aussehen des Stabes herbeigeführt wird (Fig. L_3).

Auch die übrigen Chromatinkörnchen ordnen sich in längere und kürzere Reihen an, wodurch auf eine ähnliche, wie vorhin erwähnte Weise neue Stäbchen entstehen, die je nach ihrer Länge

Fig. L.



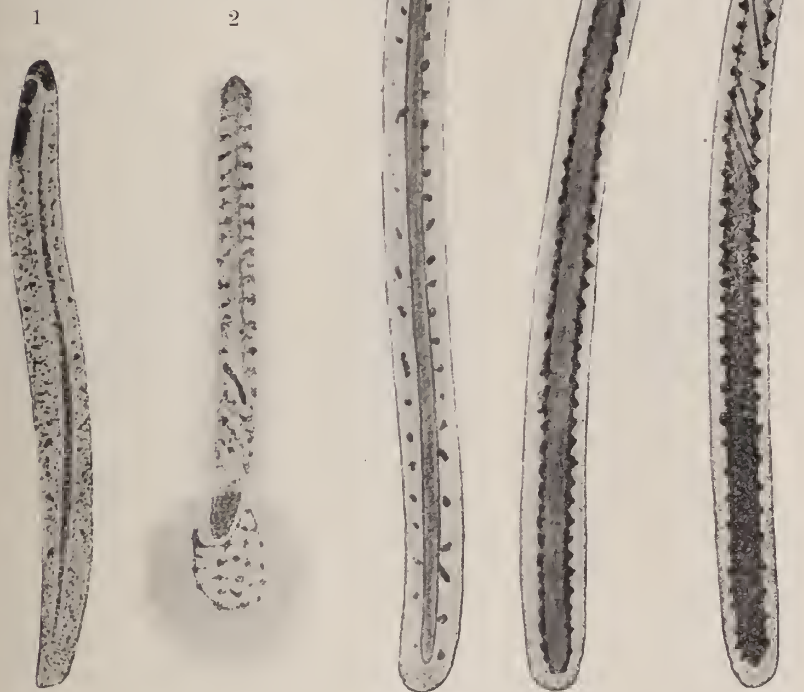
Anemonia sulcata. Entwicklungsstadien der Nematocyten.

sich ein oder mehrere Male in verschiedenen Richtungen schlängeln können.

Der dickere Stab ist anfänglich mehr oder minder stark gebogen, nicht selten aber ganz gerade. Seine Lage zu den übrigen Chromidien ist zuerst keine bestimmte, in den meisten Fällen sind sie einseitig von ihm verteilt, und zwar meistens auf seiner gekrümmten Seite. Bald rückt er jedoch in die Mitte der Chromidien ein und bildet eine centrale Achse, um die sich die übrigen Chromidien ziemlich gleichmäßig verteilen (Fig. L_{3-4}). Die centrale Stellung kann der Stab jedoch auch sehr frühzeitig einnehmen, indem die stärkeren Körnchen in die Mitte des Chromidienhaufens rücken, um

sich hier miteinander zu vereinigen (Fig. L_2). Sobald der dicke Stab in die Mitte des Chromidienhaufens gelangt ist, streckt er sich in die Länge, wodurch eine entsprechende Verlängerung der Nesselanlage herbeigeführt wird. Letztere bekommt eine zylindrische

Fig. M.



Anemonia sulcata. Entwicklungsstadien der Nematocyten.

Gestalt, an den beiden Enden ist sie mehr oder minder stark verjüngt (Fig. M_1). Obwohl das Gebilde von seiner Umgebung scharf abgegrenzt ist, kann man an seiner Oberfläche eine besondere Wand noch nicht konstatieren.

Ein Teil der Chromidien erfährt eine Zerstäubung; die übrigen Körnchen verteilen sich gleichmäßig in der Cnidenanlage, wobei sie einmal dicht dem Stabe anliegen, ein andres Mal finden sie sich

mehr an der Oberfläche der Nesselkapsel, so daß, wie es scheint, die Lage derselben belanglos ist (Fig. M_{1-3}). Da die Stärke des Centralstabes sowie die Menge der Chromidien in den einzelnen Nesselkapseln weiten Schwankungen unterworfen ist, finden wir dementsprechend auch die Größe der letzteren verschieden.

Bei der weiteren Entwicklung der Nematocyten verlängern sich die Chromatinkörnchen und treten zur Bildung eines Fadens miteinander in Verbindung. In den meisten Fällen beginnt dieser Prozeß an einem Ende und schreitet nach und nach zum andern fort (Fig. M_{4-5}). Dadurch kommt ein Spiralfaden zustande, der sich um den Centralstab windet; am letzteren vollzieht sich eine entsprechende Strukturumänderung, indem er sich in den sogenannten Achsenfaden umwandelt, d. h. er liefert das Basalstück des Fadens[1]). Erst in diesem Stadium kann man die Sklerasehicht unterscheiden. Das diffus verteilte Chromatin erfährt, wie es scheint, eine chemische Umänderung, da es bald an Färbbarkeit verliert. Ein Teil wird zur Verstärkung der Kapselwand (der Sklerasehicht) verwendet; der übrige Teil dürfte sich in das Sekret umwandeln. Die fertige Nesselkapsel färbt sich gewöhnlich ziemlich gleichmäßig. Der Verlauf des äußerst feinen Fadens ist meistens schwer zu sehen. An richtig differenzierten Präparaten kann man ihn immerhin deutlich wahrnehmen. An stark differenzierten Schnitten sieht die Nesselkapsel gleichmäßig fein granuliert aus; nur ist in ihrer Mitte der Achsenstab stärker gefärbt zu sehen. An ihm ist jedoch keine Struktur festzustellen.

Während ihrer Entwicklung wandern die Nesselkapseln zum Verbrauchsorte, so daß die fertigen Nematocyten sich bereits dicht unter der Oberfläche der Tentakeln befinden.

Nach der vorstehenden Darstellung erfolgt die Anlage des Schlauches im Innern der Kapsel. Gerade in diesem Punkte haben sich die meisten Autoren aber zu der Ansicht Jickelis entschieden, der zufolge die Schlauchbildung außerhalb der Kapsel stattfinden soll, um sich erst nachträglich hineinzustülpen.

Meine Beobachtungen weisen hingegen eine weitgehende Übereinstimmung mit denjenigen von Chun (95) auf, der von den neueren Forschern allein die intrakapsuläre Anlage des Schlauches (des Fadens) verficht. Chuns Beobachtungen beziehen sich auf Siphonophoren. Iwanzoff (96) hat für eine Actinienform *Aiptasia* ebenfalls

[1]) Wassilieff beschreibt ebenfalls eine Zerstäubung der Chromatinkörnchen (Chromidien); wobei sie im weiteren zur Bildung des Spiralfadens der Nesselzelle miteinander verschmelzen. (Anmerkung bei der Korrektur.)

eine extrakapsuläre Anlage des Fadens angegeben: daher habe ich mich entschlossen, vergleichsweise auch diese Gattung in den Kreis meiner Untersuchungen einzubeziehen.

Von einer ausführlichen Darstellung der Verhältnisse bei dieser Gattung möchte ich jedoch Abstand nehmen, da die Bilder, die man von den beiden Formen bekommt, abgesehen von einigen ganz minimalen Differenzen, vollkommen übereinstimmen. Hier will ich nur noch einige Figuren geben, die die für die vorhergehende Gattung gemachte Darstellung bekräftigen sollen.

Fig. N_1 stellt drei dicht aneinandergepreßte Kerne dar, welche ich als einen Zerfall, eine direkte Teilung eines einzigen Kerns auffasse. Fig. N_3 stellt ein Stadium regster Chromidienauswanderung aus dem Kern dar. Man sieht längliche und rundliche Chromatinkörperchen, welche sowohl im Kern als auch außerhalb desselben verteilt sind. Besonders finden sie sich in der einen Kernhälfte, vornehmlich an der Peripherie des Kerns angehäuft. Manche Stäbchen befinden sich teilweise im Kern, teilweise ragen sie über die Kernoberfläche empor; andre wiederum machen den Eindruck, wie wenn sie sich von der Kernperipherie abschnüren würden. Fig. N_2 stellt ebenfalls ein Stadium der Chromidienauswanderung dar; der größere der beiden Nucleoli ist, wie es scheint, im Begriff auszuwandern, teilweise ragt er bereits über die Kernoberfläche empor. In Fig. O_1 ist ein älteres Stadium gezeichnet, in dem die einzelnen Chromidien sich schon zu Stäbchen vereinigt haben. Ein Stäbchen zeichnet sich durch seine bedeutende Dicke und Länge aus. Dasselbe wird zweifelsohne den Centralstab, d. h. den basalen Teil des Fadens liefern.

Fig. N.



Aiptasia mutabilis. 1 Kernteilung. 2—3 Chromidienbildung.

In Fig. O_2 ist ebenfalls ein älteres Stadium der Nesselkapsel dargestellt, und in Fig. O_3 ist endlich eine fast fertige Nesselzelle gezeichnet, in der die Windungen des Fadens bereits ziemlich deutlich zu sehen sind.

Bei *Aiptasia* ist manchmal der Achsenteil des Fadens sehr stark ausgebildet, und ich glaube, daß ihn Iwanzoff für die ganze Anlage

Fig. O.



Aiptasia mutabilis. Entwicklung der Nematocyten.

der Kapsel gehalten hat, zumal er sich oft weit stärker färbt als die übrigen Chromidien und an stark differenzierten Präparaten er zuweilen allein zum Vorschein kommt. Die sich in seiner Nähe befindenden Chromidien hat er möglicherweise als die Fadenanlage angesehen, die nachträglich in die Kapsel eingestülpt wird.

Nachdem wir die Entwicklung der Nematocyten verfolgt haben, wollen wir kurz auch auf die

Entwicklung der Spirocyten

eingehen. Diese Art von Nesselzellen wird, wie an einer früheren Stelle erwähnt, von solchen Zellen gebildet, bei denen die Chromidien-

auswanderung in einer sehr begrenzten Weise stattfindet. Wie bereits erwähnt, vereinigen sich alle Chromatinkörnchen zu einem Faden, welcher anfangs stark gewunden sein kann; später jedoch streckt er sich in die Länge. Er ist von einem hellen Hof umgeben; offenbar handelt es sich hier um eine Substanz, die stärker lichtbrechend ist und sich durch die verschiedenen Farbstoffe nicht färben läßt (Fig. K_{1-3}, P_{1-2}). Soweit ich feststellen konnte, zerfällt der Stab bei der weiteren Entwicklung in eine größere Anzahl von Körnchen;

Fig. P.



Anemonia sulcata. Entwicklungsstadien der Spirocyten.

ein Teil davon bildet den Spiralfaden, der Rest wandelt sich in Sekret um (Fig. P_{3-4}).

Andrerseits sind oft Fälle zu beobachten, wo die junge Fadenanlage noch von Anfang an eine spiralige Drehung annimmt (Fig. P_5) und dann erst zu ihrer definitiven Länge auswächst, wobei sich immer mehr neue Windungen bilden. Ein scharfer Unterschied in bezug auf die Bildung der beiden Nesselzellarten ist kaum festzustellen, da man in andern Fällen auch Zellen zu sehen bekommt, welche die Anlage von Nematocyten zu liefern scheinen. Es treten bei ihnen Chromidienkörnchen in einer beträchtlichen Menge aus dem Kern heraus. Bei der weiteren Entwicklung unterbleibt jedoch die Aus-

bildung eines soliden Achsenstabes. Die Chromatinkörnchen vereinigen sich zur Bildung eines dicken Spiralfadens, und die Kapselwand bleibt dünn. Dadurch kommen wiederum Spirocyten zustande (Fig. P_6).

Es ist noch zu erwähnen, daß Awerinzew (08) für Myxosporidien festgestellt hat, daß dort der Spiralfaden der Sporen ebenfalls durch die Vereinigung von chromatischen Körnchen (Chromidien) zustande kommt.

Es ist hier noch die Frage aufzuwerfen, ob wir es bei den Spirocyten mit teratologischen Bildungen zu tun haben, oder ob es sich nicht um Organe handelt, die eine physiologische Bedeutung beim Nahrungserwerb besitzen. Die Art und Weise, wie der Faden ausgeschleudert wird, spricht dafür, daß diese Nesselkapseln nicht zur Lähmung der Beute durch Einspritzung von Sekret in letztere beitragen können, da sie nicht dafür angepaßt sind. Das Sekret wird kaum durch den Faden fließen können, da er solid zu sein scheint. Ja selbst wenn er von einem Kanal durchbohrt wäre, würde das Sekret kaum durch den Faden fließen können, da es viel ungehinderter durch die durch die Sprengung des Deckels entstandene Öffnung herauszuströmen vermag. Andrerseits spricht gegen eine Annahme, daß hier nutzlose Gebilde, Nesselkapseln, die sich in ihrer Entwicklung verlaufen haben, vorliegen, der Umstand, daß sie in einer sehr großen Menge vorkommen (sie machen die größere Hälfte der Nesselzellen aus) und daß sie vielleicht bei allen actinienähnlichen Formen zur Ausbildung kommen[1]. Eine solche Verschwendung erscheint aber unerklärlich. Andrerseits wäre auch daran zu denken, ob das Sekret der Nesselzellen nicht in der Weise die Beute lähmt, daß es sich ins Wasser ergießt, wodurch letzteres für die betreffenden Tiere vergiftet wird.

Schließlich sei es mir gestattet, auch an dieser Stelle dem Leiter der k. k. Zoologischen Station in Triest, Herrn Professor Dr. Carl Cori, für die liebenswürdige Unterstützung, die er mir während meines Triester Aufenthalts zuteil werden ließ, herzlichst zu danken.

Triest, Mai 1909.

[1] Nach Wassilieff stellen die Spirocyten bei allen von ihm untersuchten Formen weit die größere Hälfte der Nesselzellen dar.

Literatur.

Wegen einer ausführlichen Literaturangabe verweise ich auf das Referat von von Lendenfeld (97) sowie auf die Arbeiten von Schneider (00) und Iwanzoff (96); hier begnüge ich mich nur mit der Anführung einiger der wichtigsten neueren Arbeiten.

Awerinzew, S. (08). Studien über parasitische Protozoen. Trav. soc. Naturalistes St. Pétersbourg. Bd. 38. Lief. 2. S. 1—139. T. 1—3 (russisch).

Bedot, M.[1] (96). Note sur les Cellules urticantes. Revue suisse Zoologique. Bd. 3.

Chun, C. (95). Die kanarischen Siphonophoren in monographischen Darstellungen. Abh. d. Senkenber. Naturf. Gesellsch. Bd. 18. S. 57—144. T. 7—12.

Hadži, J. (09). Über die Nesselzellwanderung bei den Hydroidpolypen. Arb. aus d. Zoologischen Institut Wien. Bd. 17. S. 30. 2 T.

Hertwig, O. u. R. (79). Die Actinien anatomisch und histologisch untersucht. Jena 1879. S. 1—224. Taf. 1—12.

Iwanzoff, N. (96). Über den Bau, die Wirkungsweise und die Entwicklung der Nesselkapseln der Coelenteraten. Bull. societ. Imp. Natural. Moskau. S. 1—99. T. 3—6.

Lendenfeld, R. von (97). Die Nesselzellen der Cnidarien. Biolog. Centralbl. Bd. 17. S. 465—485, 513—530.

Mathews, A. (99). The changes in the structure of the pancreas cell. Journ. of Morphology. Bd. 15. Supplement. S. 171—223. T. 10—12.

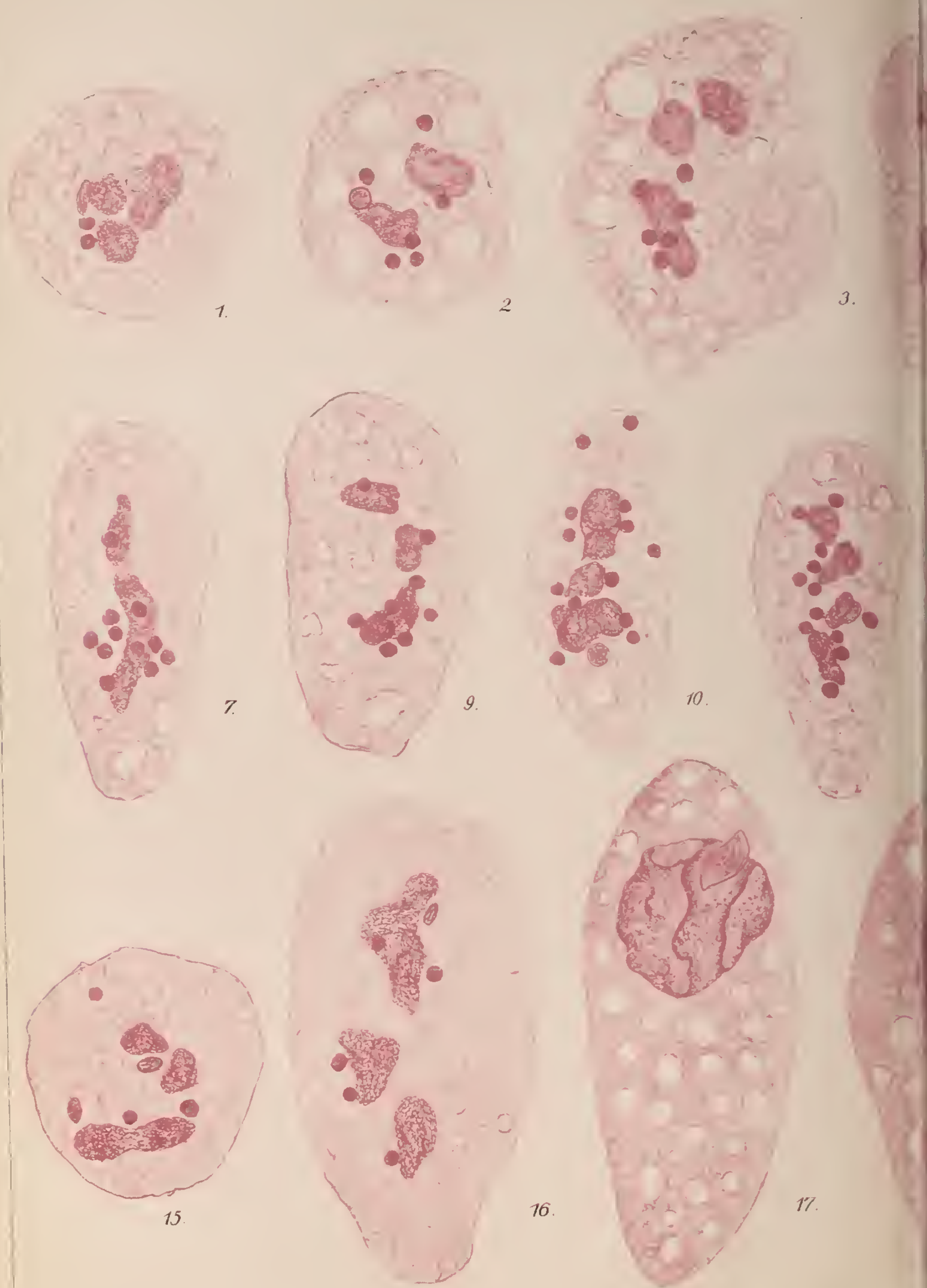
Murbach, L. (94). Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Entwicklung der Nesselorgane der Hydroiden. Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 60. Bd. 1 S. 217—252. T. 12.

Schneider, K. C. (00). Mitteilungen über Siphonophoren V. Nesselzellen. Arb. aus d. Zoologischen Institut Wien. Bd. 12. S. 1—100. T. 1—7.

—— (08). Histologisches Praktikum der Tiere. 615 Seiten. Jena.

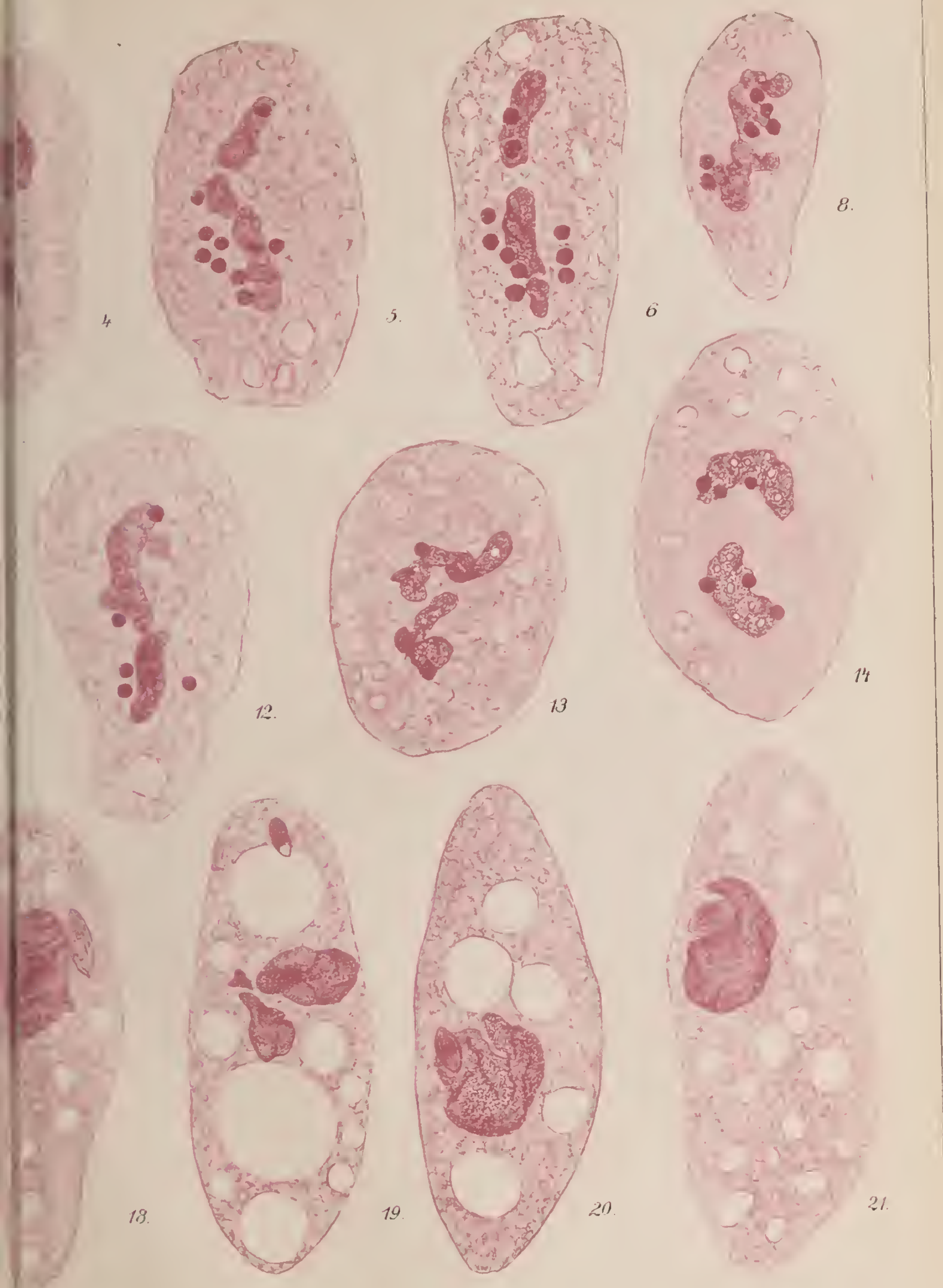
Wassilieff, A. (08). Japanische Actinien (Beiträge zur Naturgeschichte Ostasiens. Herausgegeben von F. Doflein). Abhandl. der kgl. bayr. Acad. der Wissensch. math.-physik. Klasse. I. Suppl. Bd. 2. Abhandl. S. 1—52. 9 Taf.

[1] Bedots Arbeit war mir leider nicht zugänglich.



M. Popoff gez.

Verlag v. Wilhe

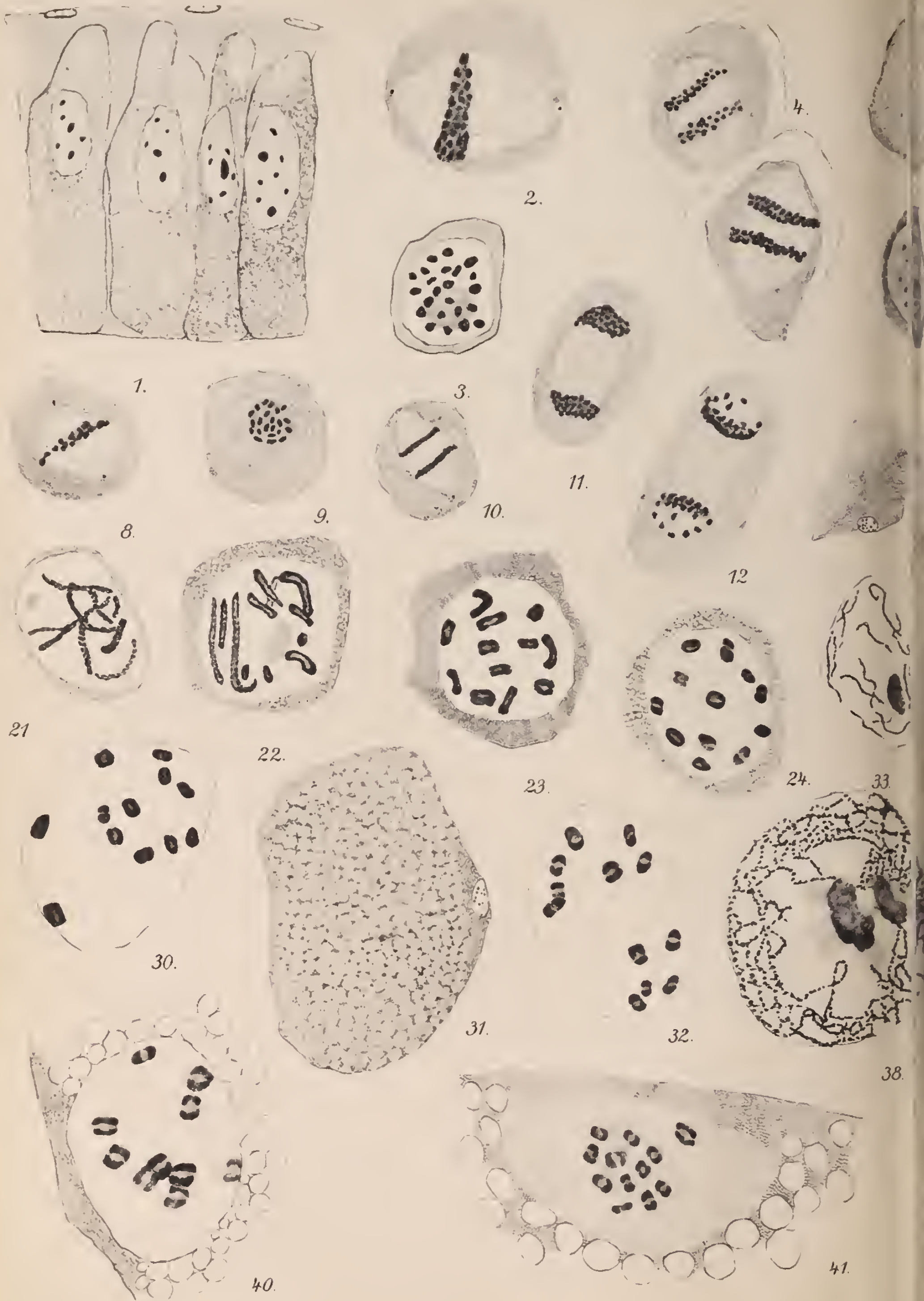


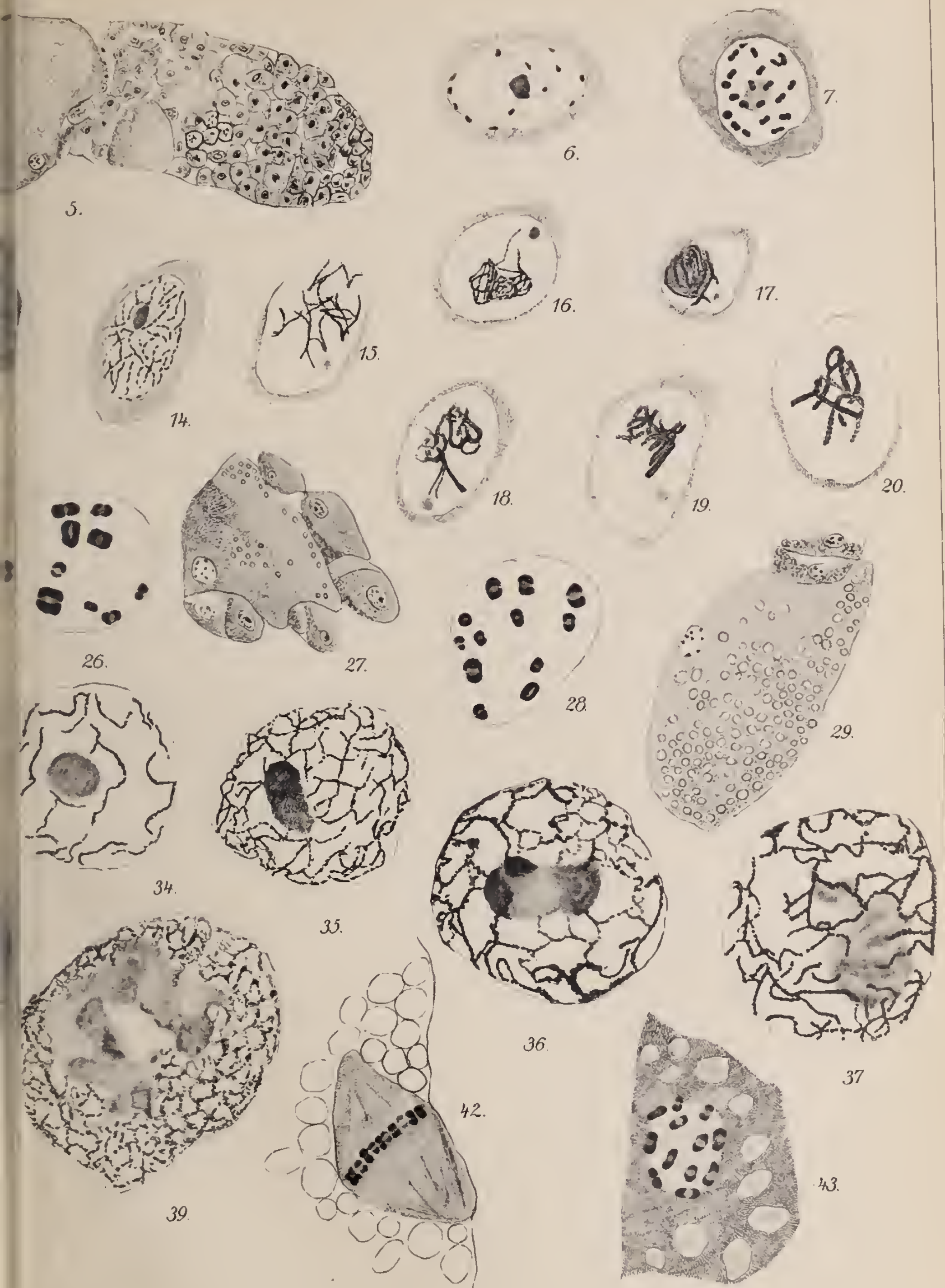
...gelmann, Leipzig

Lichtdruck v. C.G. Röder, GmbH Leipzig

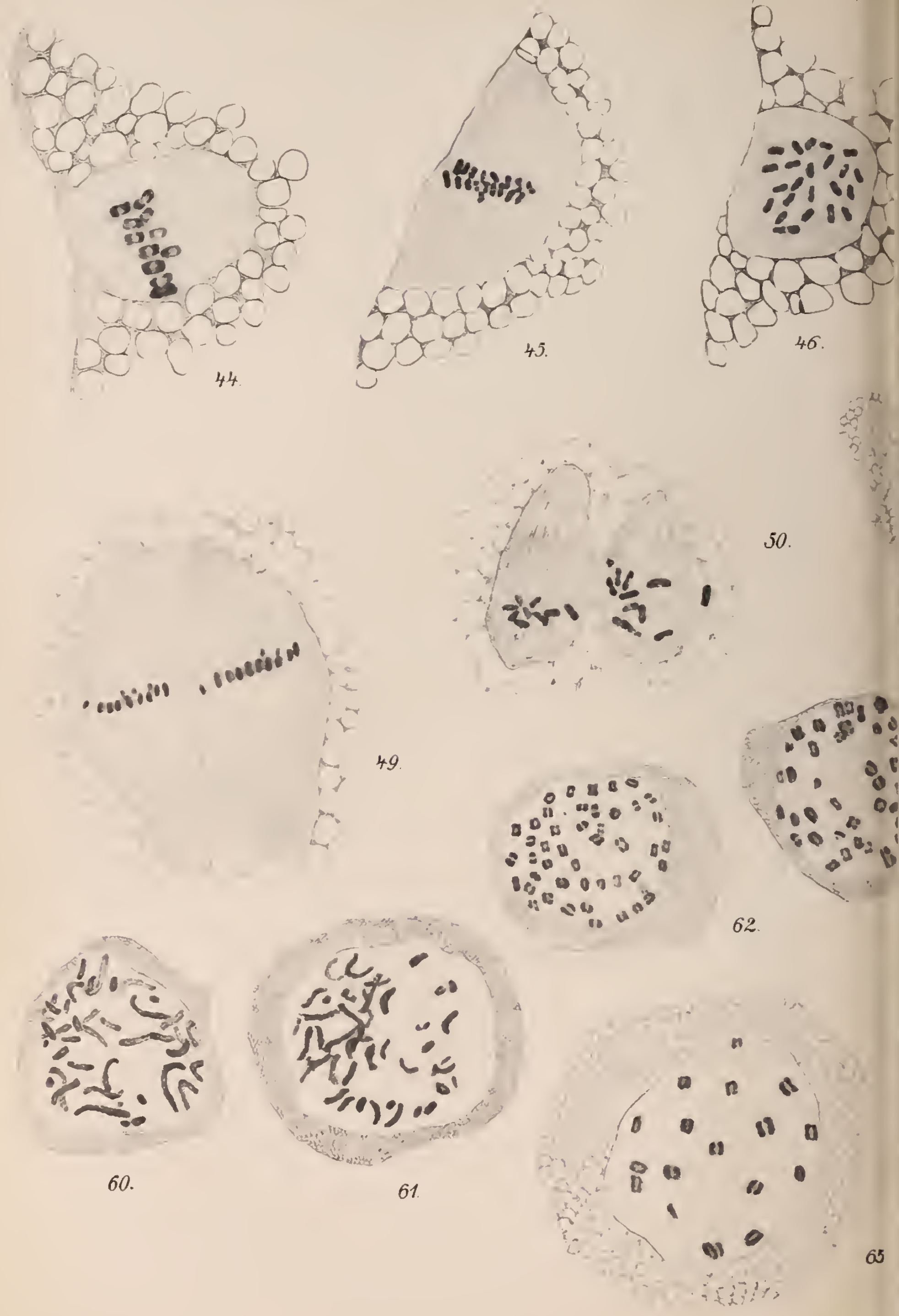


M. Popoff gez. Verlag v. Wilhelm Engelmann, Leipzig


1.
2.
3.
4.
8.
9.
10.
11.
12
21
22.
23.
24.
33.
30.
31.
32.
38.
40.
41.

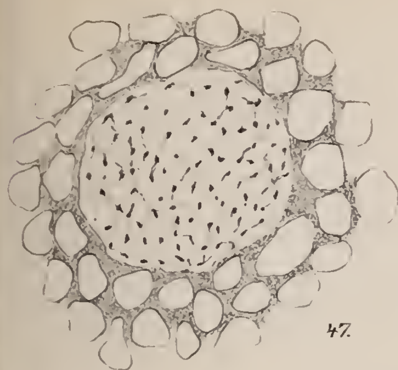


Lichtdruck v. C. G. Röder, G.m.b.H. Leipzig



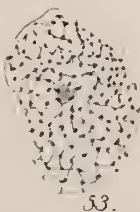
Fries gez.

Verlag v Wilhelm

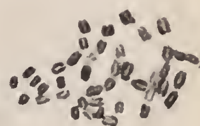

47.


48.

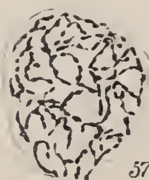

52.


53.


54.


55a.

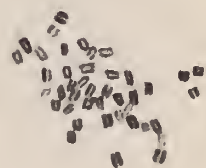
51.


57

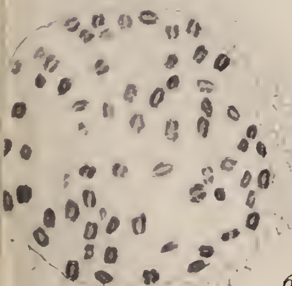

59.



56

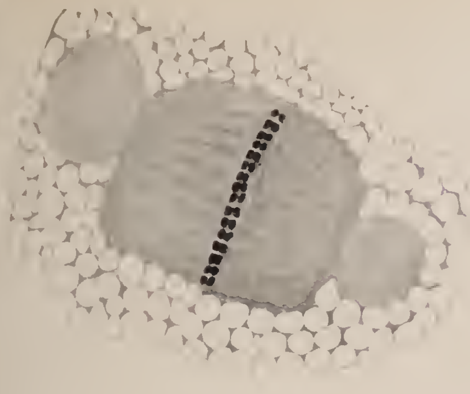

55b.


58.

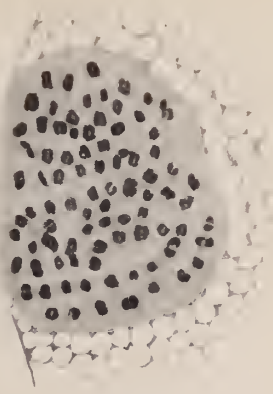

64.


66.

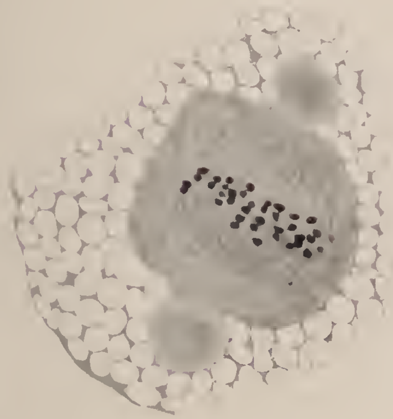
nn, Leipzig. Lichtdruck v. C. G. Röder, G. m. b. H. Leipzig.



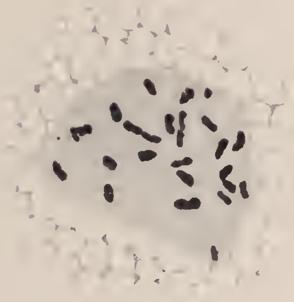
67.



68.



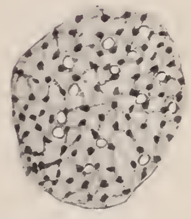
69.



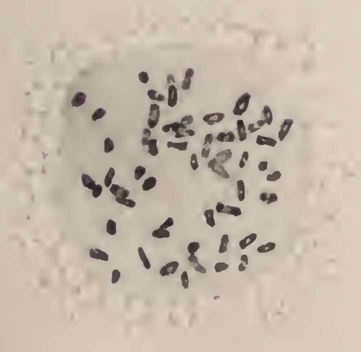
70.



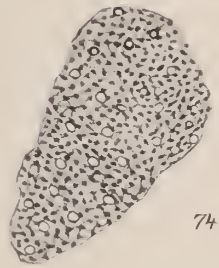
72.



73.



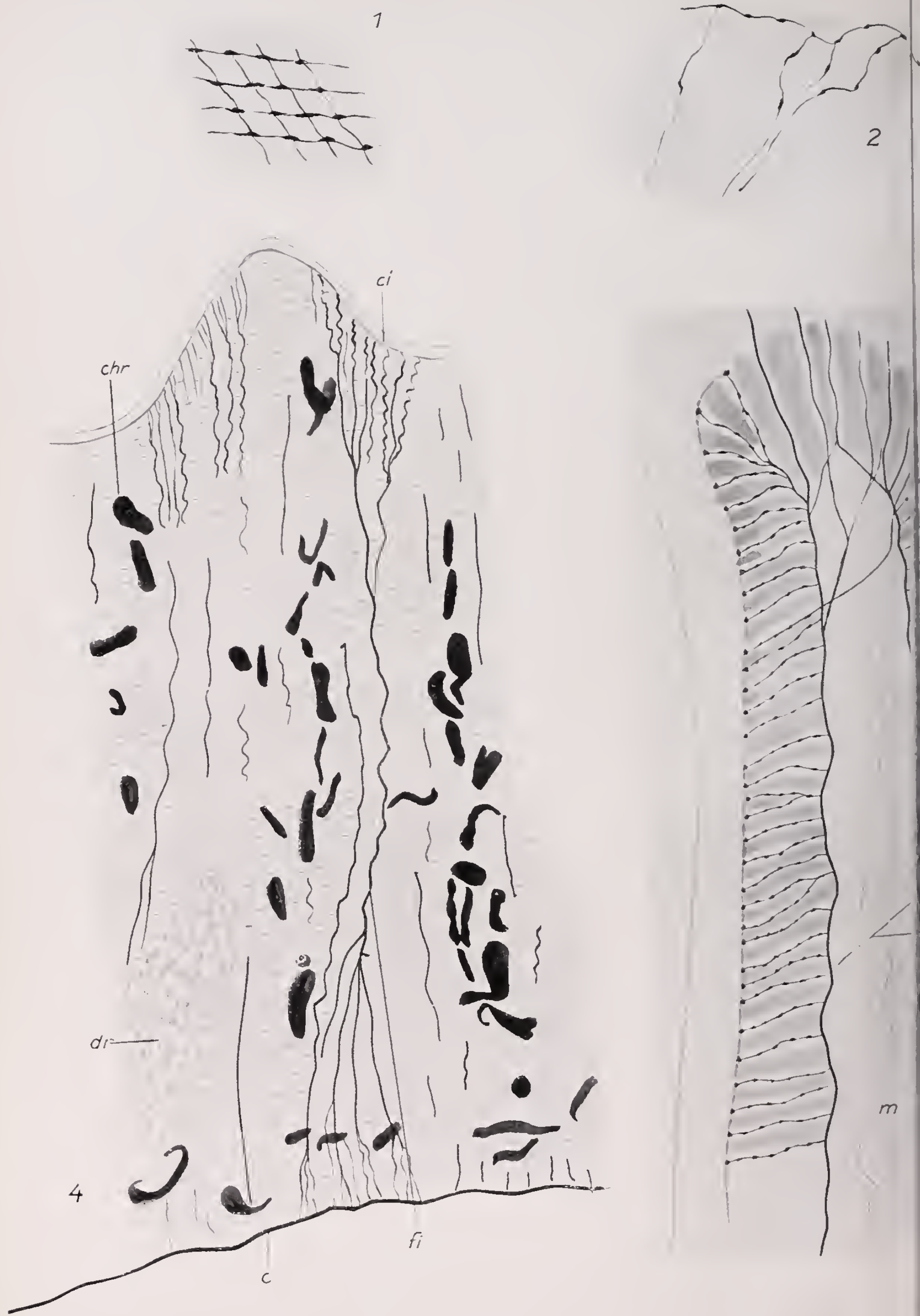
71.



74.

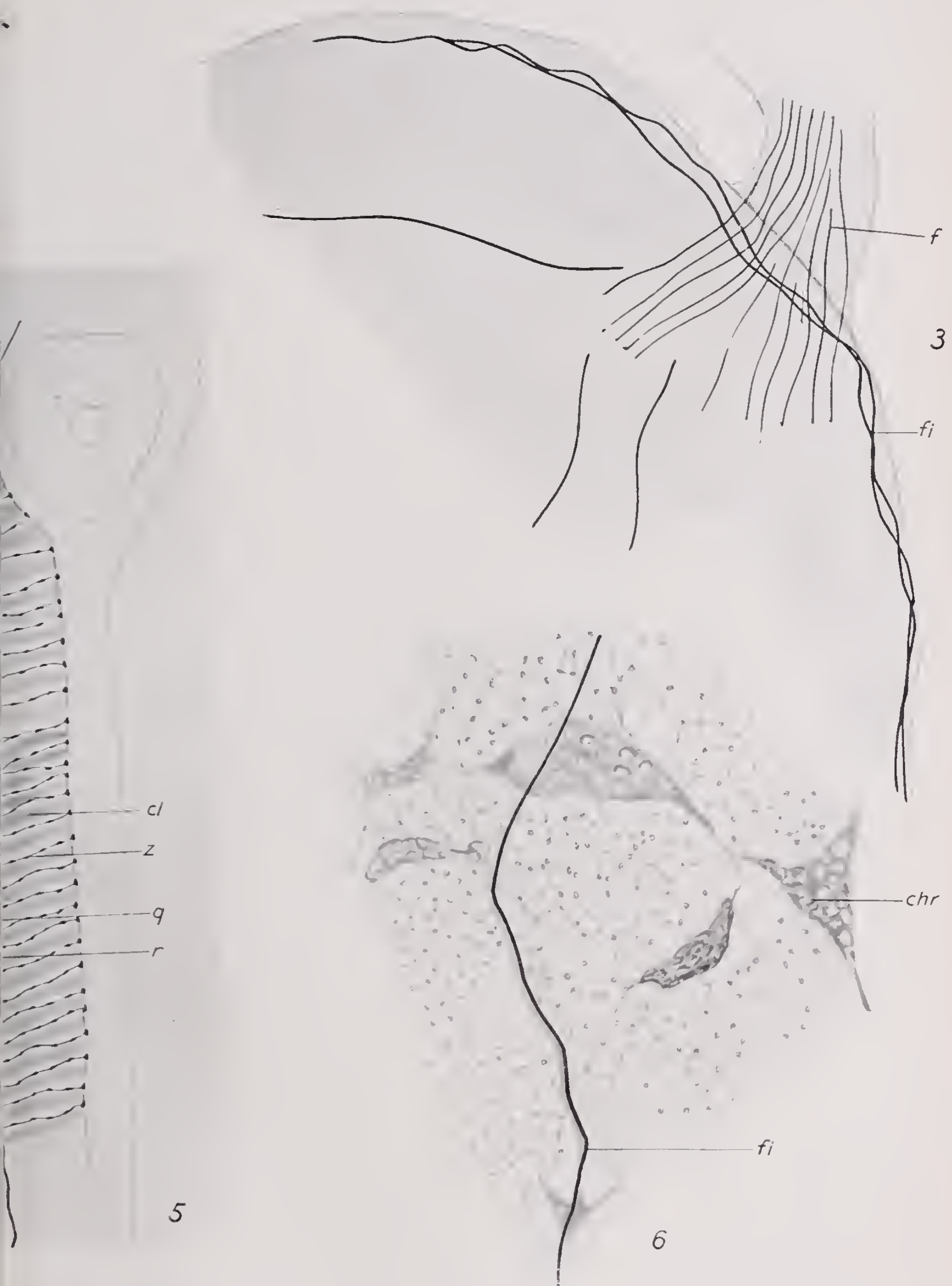
Verlag v. Wilhelm Engelmann, Leipzig.

Lichtdruck v. C. G. Röder, G.m.b.H. Leipzig.

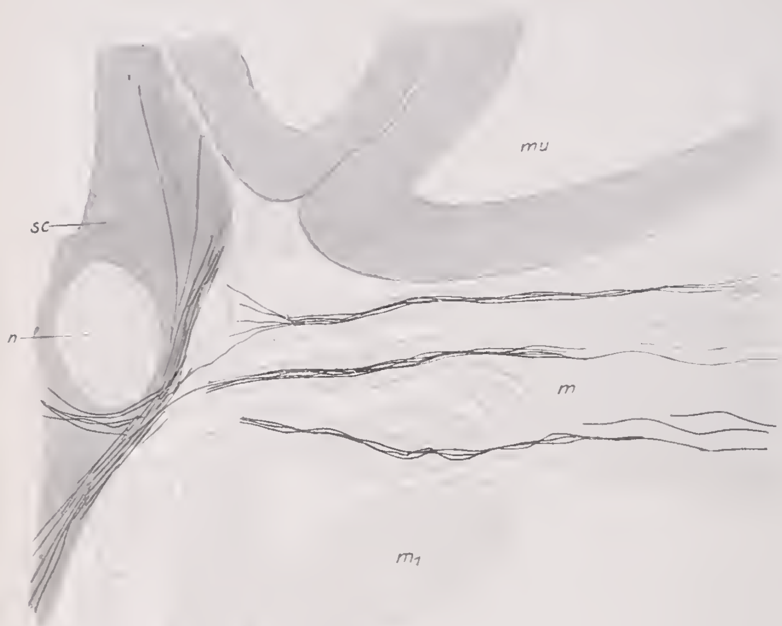


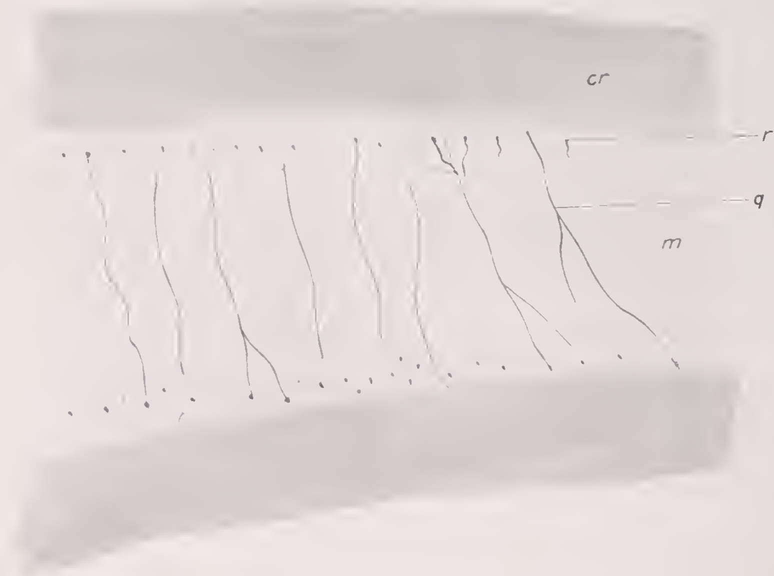
Goldschmidt.

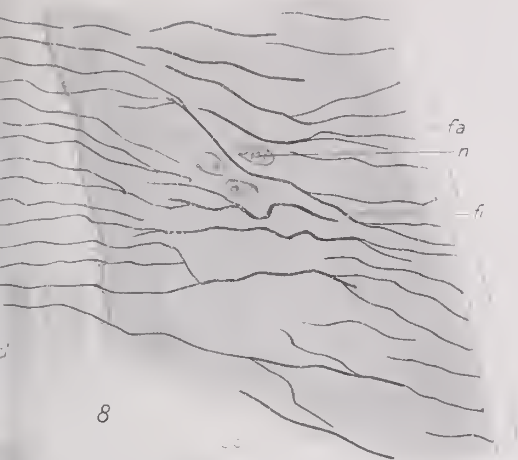
Verlag von Wilhel

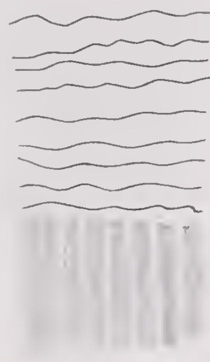


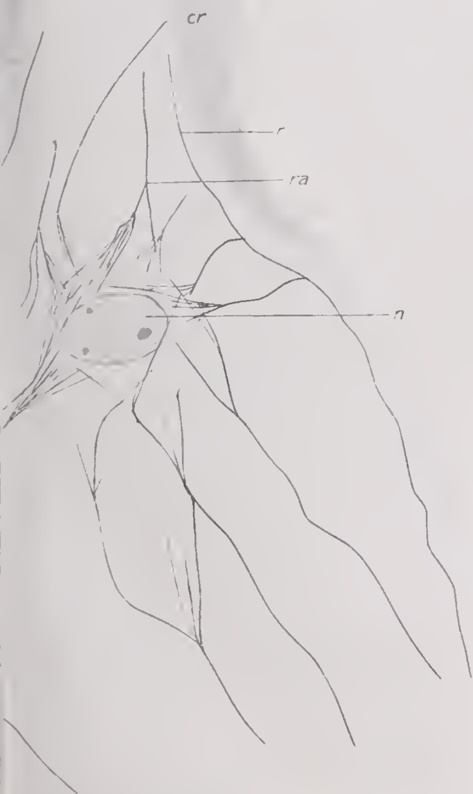
gelmann in Leipzig.

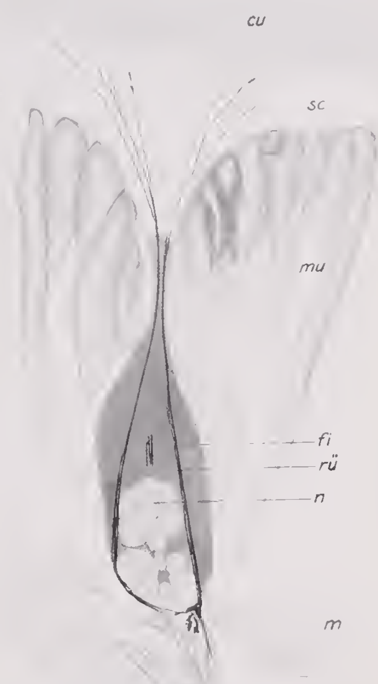

mu
sc
n
m
m1
7


cr
r
q
m
10









…lmann in Leipzig.

13 m

ba

14

16

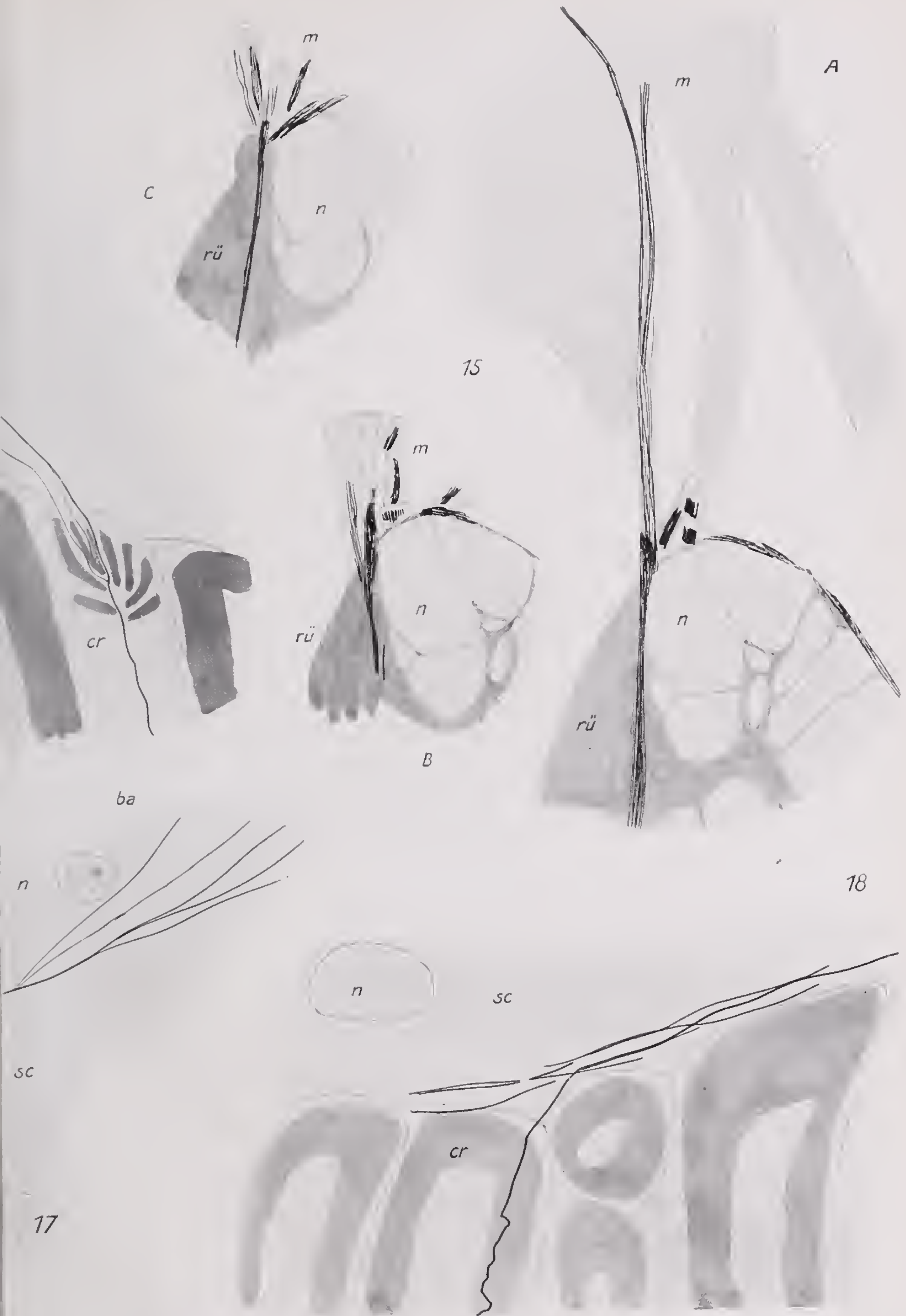
ba

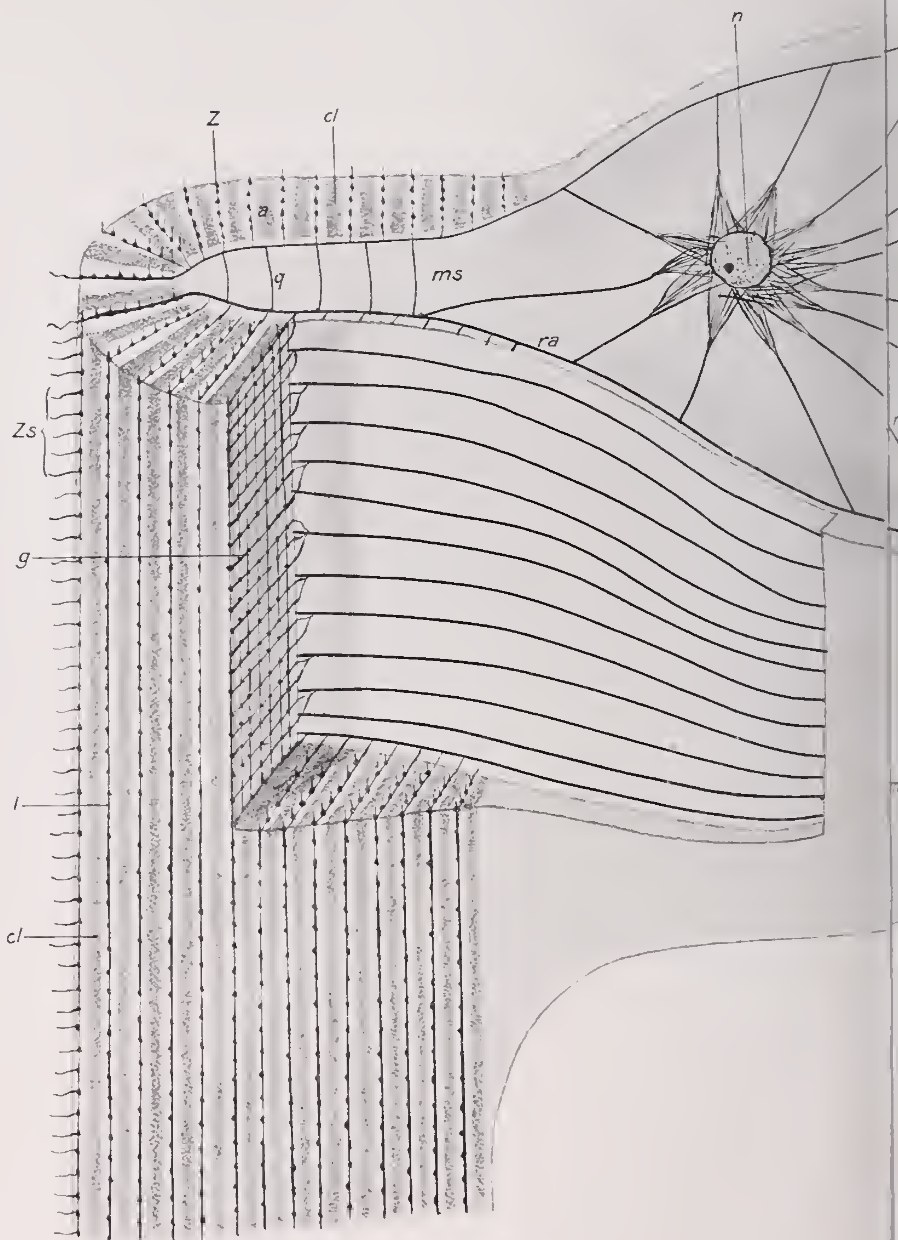
sc

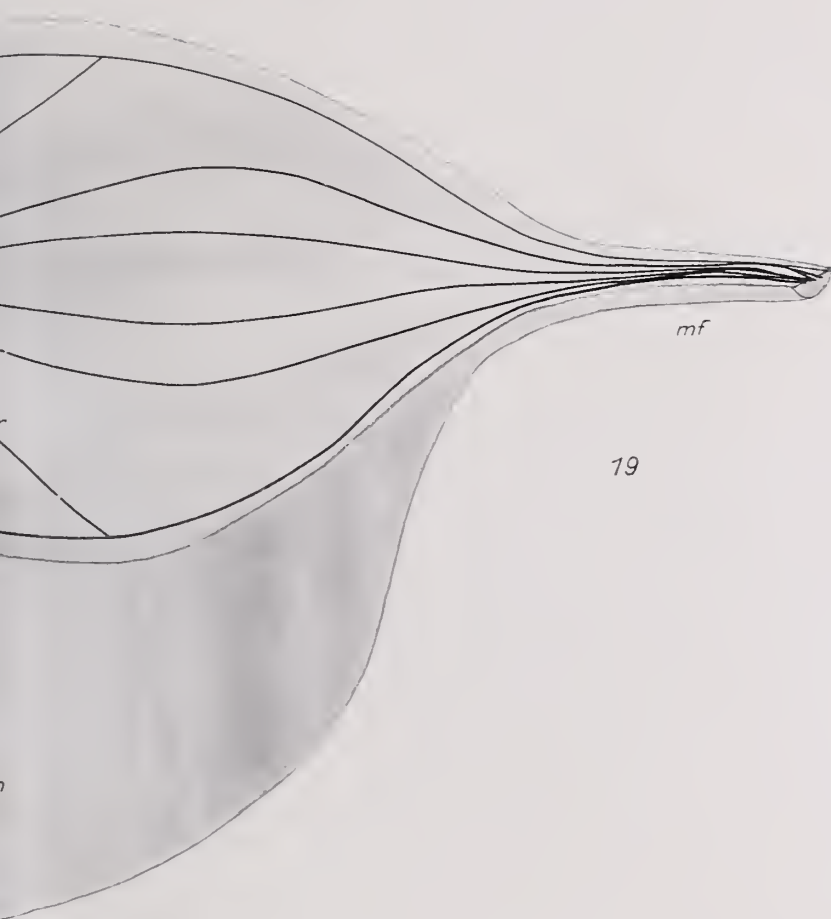
cr

cr

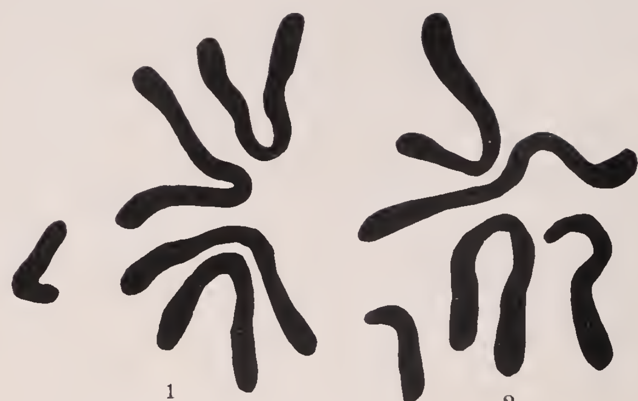
Verlag von Wilhe

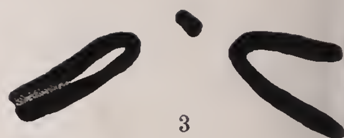

m
A
m
C
n
rü
15
m
cr
rü
n
n
B
rü
ba
18
n
n
sc
sc
cr
17

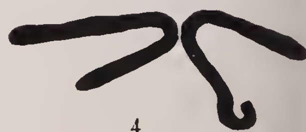

n
Z
cl
a
q
ms
ra
Zs
g
l
cl

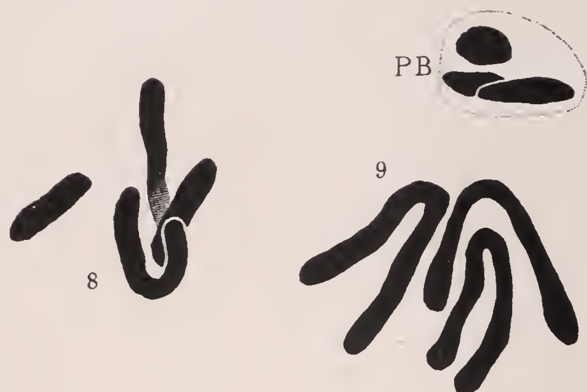


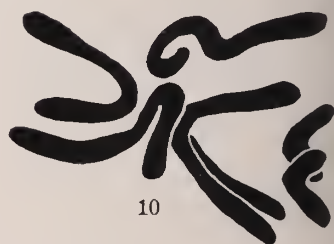
elmann in Leipzig.


1
2


3

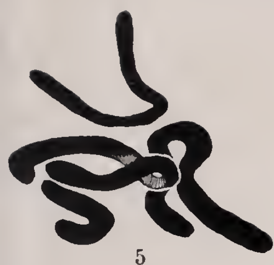

4


PB
8
9


10


15
16


17

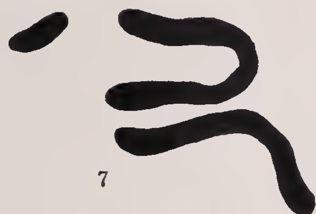


5

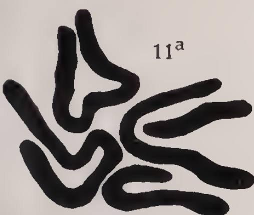


6





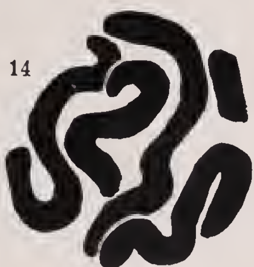
7



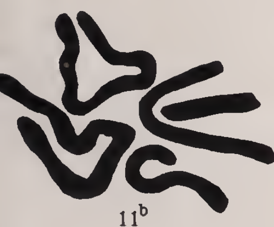
11a



12



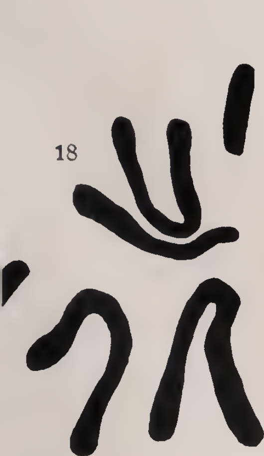
14



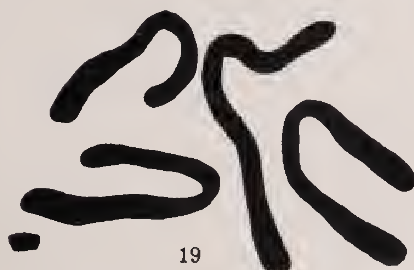
11b



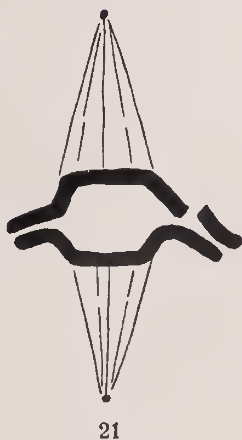
13

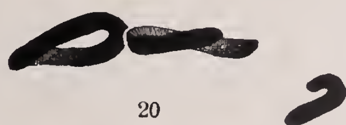


18



19





20

21

nann in Leipzig.

Beiträge zur Kenntnis der Eibildung, Reifung, Befruchtung und Furchung bei Schwämmen (Syconen).

Von

Dr. Max Jörgensen.
(Assistent am Zoologischen Institut der Universität München).

Hierzu 1 Textfigur und Tafel XI—XV.

Inhaltsangabe.

	Seite
Einleitung	164
Material	165
Geschichtlicher Abriß	166
A. Eibildung:	167
a) Oogonien	167
b) Oocyten	174
1. Leptotän-, Diplotän-, Pachytän- und Dictyenstadium	174
1a. Theoretische Erörterungen	177
2. Kritisches Stadium der Kernzerstäubung; Auftreten von Chromidien	179
2a. Theoretische Erörterungen	183
3. Aufnahme von Nährzellen	189
4. Pseudopodien	195
B. Reifungsteilungen:	199
a) Wanderung der ersten Richtungsspindel	199
b) Achromatische Bestandteile der Reifungsspindeln	200
c) Zahlenverhältnisse der Chromatinelemente während der beiden Reifungs- sowie während der Oogonienteilungen	202
d) Die beiden Richtungskörper; ihre Bildung und ihr Schicksal	206
C. Befruchtung:	207
a) Vorkerne mit regelmäßig fädignetzigem Kernretikulum	207
1. Weiblicher Vorkern	207
2. Eingedrungenes Spermatozoon und männlicher Vorkern	209
b) Vorkerne mit Nucleolenausbildung	211
c) Vorkerne mit faktultativer Karyomerenbildung	213

Seite
D. Furchung 215
a) Ausbildung der Furchungskerne 215
1. Bildung typischer einheitlicher Furchungskerne 216
2. Bildung von Karyomeren und Teilkernen 220
b) Polarität der Furchungszellen 226
c) Theoretische Erörterungen 226
d) Perinucleäre Strahlungen 229

Einleitung.

Die Untersuchungen der letzten Jahre über die Eibildung haben eine ungeahnte Fülle neuer, interessanter und komplizierter Tatsachen ans Licht gebracht, die so neu und überraschend sie morphologisch sind, ebenso große Schwierigkeiten ihrer physiologischen Erklärung bereiten. Man hat zwar seit Winiwarter (00) gelernt, die komplizierten Stadien während der Entwicklung des Oocytenkerns in morphologisch definierbare Etappen einzugrenzen, über die Bedeutung dieser einzelnen Phasen aber herrschen die widersprechendsten Ansichten.

Die Physiologie der Erscheinungsform des als Synapsis bezeichneten dichten Chromatinfadenknäuels oder der als Pachytänstadium bekannten polaren Anordnung längsgespaltener Chromatinfäden ist Gegenstand zahlreicher heftiger Kontroversen. An Erklärungsversuchen fehlt es demnach nicht. So hat man die Aufknäuelung des Chromatinfadens auf den Ausgleich osmotischer Druckdifferenzen zwischen Kern und Plasma zurückgeführt; so hat man andrerseits in diese Phase und in das Bukettstadium die Konjugation väterlicher und mütterlicher Chromosome verlegt; wieder andre haben die letztere Erscheinung als unterdrückte Teilung aufgefaßt usw.

Auch das kritische Stadium der fast gänzlichen Chromatinarmut des Kerns bei gleichzeitiger Bildung zahlreicher Chromidien ist bisher, ganz abgesehen von der behaupteten oder bestrittenen Kontinuität der Vererbungssubstanz, keineswegs eindeutig erklärt. Man hat zwar versucht, die während dieser Phase auftretende Verminderung des Chromatins als Regulationsvorgang zur Herstellung der Kernplasmanorm aufzufassen; man hat andrerseits diese Stadien zum Beweis für die prinzipielle Trennung zweier Chromatinarten herangezogen. Nach dieser Auffassung soll das Wachstum und die Dotterbildung des Eies auf der Aktivierung des Plamas von seiten des »Trophochromatins« beruhen. Im Gegensatz hierzu wird von andrer Seite die

Dotterbildung mitsamt der Tetradenbildung und vielen andern Erscheinungen als Anzeichen einer tiefen Depression, in die das Ei geraten sein soll, aufgefaßt.

Diese Andeutungen zeigen, daß man erkannt hat, daß es noch andre Probleme in der Eiforschung gibt als Läng- und Querspalt, als Äquations- und Reduktionsteilung; endlich beginnt man die Unfruchtbarkeit dieses Forschungszweiges einzusehen. Ja schon regen und mehren sich die Anzeichen, daß es geschehen ist um die alte vielgeglaubte Theorie einer Äquation und Reduktion und daß der lang andauernde Streit, ob längs oder quer, vergebens war.

Es war für mich deshalb von Interesse zu prüfen, ob die verschiedenen komplizierten morphologischen Befunde sich auch bei den niedrigsten Metazoen — den Schwämmen — wiederfanden; oder ob sie bei ihnen vielleicht ganz und gar in primitiverer Form ausgebildet waren. Weiter lag es mir ob zu prüfen, ob die versuchten Deutungen und theoretischen Erwägungen, die man an oben verzeichnete Tatsachen geknüpft hat, mit den Befunden an den niedrigsten Metazoen mit ihrer primitiven diffusen Eibildung in Einklang zu bringen waren.

Material.

Das gesamte Material für die vorliegende Untersuchung verdanke ich der großen Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. O. Maas, München. Ich möchte es nicht versäumen, auch an dieser Stelle Herrn Prof. Maas für die Überlassung dieses wertvollen Materials meinen verbindlichsten Dank auszusprechen. Zu vorliegender Untersuchung wurden herangezogen Stücke von großen Syconen, die vor zehn Jahren in Neapel mit Flemming konserviert waren. Das Material war sofort entkalkt, mit Boraxkarmin gefärbt und in Paraffin eingebettet worden. Daher war es in Ermangelung der Kalkspicula nicht mehr möglich, genau die Species zu bestimmen. Wahrscheinlich handelt es sich um *Sycandra raphanus*. Da nur scheibenförmige Stücke ziemlich großer Syconen von zirka 1 cm im Durchmesser zur Verfügung standen, mußte abgesehen werden von einer Nachprüfung der Verteilung der Eizellen im Schwammkörper. Betreffs dieser verweise ich auf die Arbeit von Görich (03). Gleichfalls konnte aus diesem Grunde das Hauptaugenmerk auch nur auf rein cytologische Fragen gerichtet werden.

Da sich in dem mir überlassenen Material einige — allerdings nur unwichtige — Übergangsstadien nicht finden ließen, habe ich

versucht, mir neues Material aus Neapel zu verschaffen. Herr Dr. SERGIUS VON KUSCHAKEWITSCH hat sich der großen Mühe unterzogen, mir zweimal mit verschiedensten Fixierungsmitteln konserviertes Material zu besorgen. Leider war beidemal die Fixierung nicht für die Untersuchung genügend — aus unbekannten Gründen. Jedenfalls müssen die Schwämme augenblicklich nach dem Fang — noch im Boot konserviert werden.

Auch Herrn Dr. VON KUSCHAKEWITSCH möchte ich an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank für seine große Mühe ausdrücken.

Außerdem bin ich Herrn Prof. O. MAAS und Herrn Privatdozent Dr. GOLDSCHMIDT für mehrfachen Rat zu Dank verpflichtet.

Die Untersuchung wurde ausgeführt an 5 und $7\frac{1}{2}$ μ dicken Schnitten, die mit Eisenhämatoxylin gefärbt waren. Zur Kontrolle dienten Boraxkarmin- und Safraninpräparate.

Geschichtlicher Abriß.

Entdeckt wurde Schwammei von LIEBERKÜHN (56) und zwar bei Kieselschwämmen (Spongilla). Wenige Jahre darauf beschrieb LIEBERKÜHN (59) auch die Eier von *Sycondra raph.* Bei Kalk-, Gummi- und Kieselschwämmen beschreibt KÖLLIKER (64) Eier. Er beobachtete mehrfach Ausläufer an ihnen, die ihnen das Ansehen von multipolaren Ganglienzellen geben und vielleicht mit Bewegungserscheinungen zusammenhängen sollen. Auch HÄCKEL (72) berichtet, daß die Eizelle infolge der »amoiboiden« Bewegung in die mannigfaltigsten Formen übergehen könne. In betreff der Entstehung der Eizellen gibt HÄCKEL an, daß sie sich von den Geißelzellen des Entoderms ableiten. Diese sollen »sich vergrößern, ihren schwingenden Geißelfaden einziehen und sich direkt durch Aufblähung des Kerns und bedeutende Volumzunahme des Protoplasmas zu Eizellen entwickeln«. Im Gegensatz hierzu ist SCHULZE (75) der Ansicht, daß die Eier »aus rundlichen, amoiboider Bewegung fähigen großkernigen Zellen durch einfaches Wachstum aller Teile hervorgehen«, welche er bei allen untersuchten Tieren im Mesoderm antraf. »Ich schließe dies nicht nur aus der großen Ähnlichkeit beider, aus der Übereinstimmung im Bau und in der Lagerung, sondern hauptsächlich aus dem Umstande, daß ich da, wo reife oder fast reife Eier im Mesoderm vorhanden waren, auch fast ausnahmslos eine ganz kontinuierliche Reihe von Übergangsformen zwischen jenen kleinen amoiboiden Zellen und den vollständig aus-

gewachsenen Eiern nebeneinander nachzuweisen im Stande war (Taf. XVIII, 2)«.

Eingehend mit der Histologie der Spongillaeier beschäftigte sich FIEDLER (88). Besonders betonte er im Gegensatz zu GÖTTE (86) die einzellige Natur des Schwammeies. Andrerseits enthalten aber seine Angaben manche Irrtümer. So soll die Reifungsteilung keine mitotische Teilung, sondern — wie auch die Furchungsteilungen — »eine etwas abgeänderte Form der sogenannten direkten, amitotischen Kernteilung« sein. — »Damit mag es im Zusammenhang stehen, daß auch die Loslösung der beiden Richtungskörper nur durch Abschnürung erfolgt«. . . . »Der erste Richtungskörper erscheint wesentlich als ein Erzeugnis des großen Kernkörperchens, da er diesem anfangs knospenartig aufsitzt; endlich schnürt er sich ab«. »In ähnlicher Weise entsteht ein zweiter Richtungskörper«. . . . Während der Furchung soll sich alles Chromatin im Nucleolus ansammeln, dieser soll sich in zwei teilen und hierauf soll sich das gestreckte Kernbläschen durchschnüren. Mitotische Teilungen konnte FIEDLER nur bei »amoiboiden Fresszellen« und Spermatocyten konstatieren. MAAS wies sie zwei Jahre später auch in Furchungszellen nach.

Seitdem liegt über die Histologie der Schwammeier nur noch die grundlegende Arbeit von MAAS (99) vor, der zum erstenmal Stadien der Richtungskörperbildung und Befruchtung fand und nachwies, »daß es sich bei der Furchungsteilung um eine typische Mitose handelt, wie sie auch sonst stets bei Metazoen vorkommt«.

Schließlich ist noch zu verzeichnen die Arbeit von GÖRICH (03), der aber nur die Aufnahme von Nährzellen von seiten älterer Oocyten beschreibt[1]).

A. Eibildung.

a) Oogonien.

Wie erwähnt, gelang es also zuerst F. E. SCHULZE (75), den Nachweis zu führen, daß zwischen einer amöboiden Wanderzelle des

[1]) Anmerk.: Während des Druckes dieser Arbeit, im Jnli 1909, erschien die mit dem Druckdatnm 1908 versehene Arbeit von E. HAMMER: Neue Beiträge zur Kenntnis der Histologie und Entwicklung von *Sycon raphanus*, Archiv für Biontologie, Bd. II, herausgegeben von der Gesellschaft naturforschender Freunde in Berlin.

Da sich diese Arbeit nur teilweise und nur sehr knrz mit den hier vorliegenden cytologischen Fragen beschäftigt, so ist ein weiteres Eingehen auf sie an dieser Stelle nicht erforderlich.

Mesoderms und der ausgebildeten Eizelle alle Übergänge existieren. In dieser mittleren Schicht des sogenannten Mesoderms sind nun nach Maas (93) — allerdings in erster Linie bei Kieselschwämmen — zwei Hauptsorten von Zellen deutlich zu unterscheiden:

1. »Die einen haben ein gleichmäßiges Protoplasma, fein granuliert . . ., und einen meist ovalen Kern, der ein sehr feines Gerüst von Chromatin aufweist;
2. die andern zeigen ein grob granuliertes Protoplasma mit zahlreichen, manchmal recht großen Einlagerungen und einem bläschenförmigen Kern mit dunkel tingierbarem Nucleolus. Wenn Chromatin zu sehen ist, so ist es in groben Klumpen.

ad 1. Zu den ersten gehören sternförmige Zellen des Bindegewebes, ferner die contractilen Faserzellen, die sich ganz ähnlich in bezug auf Kernstruktur und Protoplasma verhalten wie die verwandten Zellen der Oberhaut;

ad 2. die andern Elemente dagegen, die mit bläschenförmigem Kern, sind die eigentlichen amöboiden Wanderzellen. Aus ihnen und nur aus ihnen bilden sich die Geschlechtszellen.«

Die Differenzierung beider Zellarten konnte Maas (93) bereits in der Larve nachweisen; und zwar werden beide Zellarten bei der Metamorphose in den Schwamm mit hinübergenommen. Nach Maas findet sich also ein »direkter Zusammenhang zwischen den Generationszellen und der mütterlichen Eizelle, und ferner ist bemerkenswert, daß sich die somatischen Zellen bereits auf frühem Stadium von den Geschlechtszellen unterscheiden lassen«. Im Gegensatz hierzu liegen mir Stadien vor, die es mir sehr wahrscheinlich machen, daß auch die sternförmigen Zellen des sogenannten Mesoderms sich zu Oogonien umbilden können. Die »ruhenden« Mesodermzellen bilden ein Syncytium und besitzen das von Maas erwähnte fein granulierte Protoplasma. Ihr 2—3 μ großer Kern weist bei Eisenhämatoxylinfärbung ein stark färbbares dichtes Kernreticulum auf. (Fig. 1) Kommt es zur Vermehrung der Mesodermzelle, so lockert sich zunächst das kompakte Kernreticulum auf (Fig. 2), und unter Flüssigkeitsaufnahme wird der Kern heller und bläschenförmig, wobei das Chromatin in zahlreichen Bröckchen im ganzen Kernnetz zerstreut erscheint (Fig. 3). Diese Chromatingranula ordnen sich nun zu einem ziemlich regelmäßigen Spirem an (Fig. 4), das sich segmentiert, und die Chromosome liefert (Fig. 5). An diesen Chromosomen waren außer einem gelegentlich beobachteten Querspalt Einzelheiten nicht wahrzunehmen. Die Mesodermzelle teilt sich hierauf regelrecht mitotisch. Bei

dieser Teilung sind sogar die Centrosome deutlich nachweisbar (Fig. 6), ja in Fig. 8 konnte an jedem Pol sogar ein Diplosom nachgewiesen werden. Fig. 6 zeigt ein Spindelstadium, das sich hinsichtlich seiner Größe direkt an die Mesodermzellen in den Stadien der Prophasen anschließt. Fig. 7 stellt die Teilung einer großen Mesodermzelle dar, die noch in unmittelbarem Zusammenhang mit einer zweiten Mesodermzelle steht. Es scheint mir nun nicht unwahrscheinlich, daß die obere Tochterzelle nach der Teilung diese Mesodermzelle resorbieren wird. Vielleicht ist so schon die enorme Größe der sich teilenden Mutterzelle entstanden. Ferner ist es mir nach der Größe der Mesodermzellen in den Fig. 7 und 8 sehr wahrscheinlich, daß sich Mesodermzellen, die

a) durch Fressen benachbarter oder mit ihnen direkt verbundener andrer Mesodermzellen, oder

b) durch eine begünstigte Lage am Geißelepithel zu bedeutender Größe herangewachsen sind, sich zu Oogonien umbilden können. Fig. 3 sowie Fig. 6, 7 und 8 zeigen, wie sich um den Kern in Ruhe oder Spindelform ein dichtes, vom übrigen mesodermalen Zwischengewebe separiertes Plasma differenzirt und so die Mesodermzelle aus dem syncytialen Verband aller Mesodermzellen ausscheiden kann. Bei günstigen Ernährungsbedingungen können dann diese vom Mesoderm direkt ableitbaren Zellen zu Oogonien heranwachsen. Ob nun der Ersatz der Oogonien lediglich durch Mesodermzellen erfolgt, wage ich auf Grund meines nur aus ausgewachsenen Exemplaren bestehenden Materials nicht zu entscheiden. Ja nach meinen Präparaten ist dies sogar nicht wahrscheinlich, da ich die Teilungen der Mesodermzellen und ihre Prophasen bei weitem nicht so oft antraf wie die Oogonienteilungen. Dies ist aber noch kein Beweis gegen die alleinige Entstehung der Oogonien aus Mesodermzellen, denn diese könnte, wie ja auch die andern Teilungs-, Reifungs-, Befruchtungs- und Furchungsvorgänge, schubweise erfolgen und zufällig nicht in meinem Material vorhanden gewesen sein. Immerhin ist es sehr wahrscheinlich, daß auch die »undifferenzierten Elemente« amöboider Wanderzellen, die nach Maas als solche be der Metamorphose aus der Larve in den Schwamm hinübergenommen werden, durch lebhafte Vermehrung die zu Reifeiern werdenden Oogonien ersetzen.

Indessen zeigen mir meine Präparate, daß auch eine Entstehung von Oogonien aus Mesodermzellen denkbar und morphologisch nachweisbar ist. Ich kann infolgedessen den von Maas (93) angenommenen

»direkten Zusammenhang zwischen den Generationszellen und der mütterlichen Eizelle« — soweit sich das an ausgewachsenen Schwämmen nachweisen läßt — nicht in dem Grade anerkennen. Nach MAAS liegt zwar keine »vollkommene Kontinuität des Keimplasmas als solche vor, indem die Geschlechtszelle der folgenden Generation nur nach einem sehr großen Abzug aus dem befruchteten Ei sich herleitet«. Immerhin möchte ich den Gegensatz zwischen somatischen und Geschlechtszellen nicht aufrecht erhalten, sondern die letztzitierte Ansicht von MAAS dahin erweitern, daß es sehr wohl zur Bildung von Geschlechszellen aus somatischen Zellen kommen kann, wie man dies ja bei dem primitiven Charakter der Schwämme von vornherein erwarten würde.

Da es sich hier um das wichtige von WEISMANN aufgestellte Problem der prinzipiellen Unterscheidung von Körper- und Geschlechtszellen handelt, sei es mir gestattet, die Ansicht R. HERTWIGS (07) über diesen Punkt zu zitieren: »Wenn wir die einschlägigen Verhältnisse vielzelliger Pflanzen und Tiere, besonders auch die durch das Experiment gewonnenen Resultate überblicken, welche für die Prüfung der WEISMANNschen Lehre in Betracht kommen, so kann man wohl sagen, daß der WEISMANNschen Unterscheidung unzweifelhaft eine große Bedeutung zukommt, daß sie aber keine Unterscheidung prinzipieller Natur ist. Für die Pflanzen kann man wohl allgemein den Satz aufstellen, daß somatische Zellen, unter bestimmte Bedingungen gebracht, zu Sexualzellen werden. Auch für niedere vielzellige Tiere, wie z. B. Coelenteraten und solche Formen, welche die Fähigkeit der vegetativen Fortpflanzung besitzen, halte ich eine andre Auffassung für ausgeschlossen. Für die meisten Metazoen, besonders für alle Repräsentanten hochorganisierter Stämme, sind wir dagegen genötigt, anzunehmen, daß nicht nur eine scharfe Sonderung geschlechtlicher und somatischer Zellen besteht, sondern daß diese Sonderung auch frühzeitig in der Embryonalentwicklung durchgeführt wird. Ich komme daher zum Schluß, daß von Anfang an funktionierende Zellen und geschlechtliche Zellen dieselben Elemente waren, wie es ja auch jetzt noch vielfach gefunden wird, daß sich dann allmählich eine Arbeitsteilung entwickelt und eine gesetzmäßige Fixierung erfahren hat.«

Dem Einwand, daß in der Umbildung der Mesodermzelle zu einer Eizelle eine Rückdifferenzierung liegt, insofern als nach MAAS (93) die Mesodermzelle auf einer höheren Differenzierungsstufe steht als die undifferenzierte zur Oogonie sich ausbildende Wanderzelle,

können wir damit begegnen, daß derartige Rückdifferenzierungen bei Schwämmen, und zwar bei den Zellen des mesodermalen Blattes, durchaus nicht zu den Seltenheiten gehören. Sowohl MINCHIN (98, 08), wie auch MAAS (99) beschreiben sie für die Spiculabildungszellen, denen man sicherlich eine höhere Differenzierungsstufe zuschreiben wird als gewöhnlichen Epithelzellen. Nach beiden Autoren können nämlich »die Bildungszellen von den von ihnen gebildeten Spiculae abgleiten und wieder epitheliale Verwendung finden«. Nach MAAS (99) »ist die wichtige allgemeiner Folge hieraus also die, daß weder vor noch nach der Bildung der Nadeln ein prinzipieller Gegensatz zwischen Deckzellen und Spiculabildnern besteht, daß aus den einen die andern werden können und auch vice versa«.

In ganz analoger Weise glaube ich auch annehmen zu dürfen, daß kein prinzipieller Unterschied besteht zwischen Mesodermzellen einerseits und Wander- oder Eizellen anderseits, und daß bei Bedarf sich Mesodermzellen in Eizellen umwandeln können. Die Mesodermzellen besitzen demnach alle Vererbungsqualitäten, die sie befähigen, einen neuen Organismus aus sich hervorgehen zu lassen.

Natürlich können auch die bereits aus der Larve mit herübergenommenen Wanderzellen den Bedarf an Oogonien durch rege Teilung decken.

Die jüngsten als Oogonien anzusprechenden Zellen liegen im Mesoderm, meist in der Nähe oder unmittelbar am Geißelepithel. Sie haben eine Größe von ungefähr 7—8 μ und besitzen einen 4 bis 5 μ großen Kern. Das Protoplasma ist meist nicht gleichmäßig wabig gebaut, sondern weist oft unregelmäßige stark färbbare Brocken auf. Auffallend ist die verschiedene Größe der Oogonien auf ein und demselben Entwicklungsstadium. Bei der diffusen Eibildung der Schwämme ist es unmöglich, mit Sicherheit anzugeben, ob diese Größendifferenzen nur individuelle Unterschiede sind, oder ob sich mehrere durch ihre Größe unterscheidbare Oogoniengenerationen finden. Ich glaube aber annehmen zu dürfen, daß wir bei den Syconen zwei aufeinanderfolgende Generationen von Oogonien haben. Fig. 9—20 würde die Serie der Oogonien erster, Fig. 21—32 die zweiter Ordnung darstellen. Wie die Figuren lehren, sind die Größendifferenzen ganz beträchtlich. Die größeren Oogonien scheinen mir die zweiter Ordnung zu sein, da sich an sie unmittelbar und ohne Zwang das Leptotän-Bukettstadium usw. anschließen läßt. Beide Oogonienteilungen verlaufen atypisch, dabei aber untereinander voll-

kommen gleich, weshalb sie zusammen besprochen werden sollen. Die jüngsten Oogonien besitzen einen bläschenförmigen Kern mit unregelmäßig verstreuten Chromatingranula (Fig. 9). Durch Wachstum dieser Granula bildet sich ein regelmäßiges Spirem aus (Fig. 10). Dieses segmentiert sich (Fig. 11). Bei der Kleinheit des Objektes konnte die Zahl der Segmente nicht genau festgestellt werden, jedenfalls ist sie beträchtlich größer als acht, die Zahl, in der die Chromosome der Mutteroogonie vorhanden sind. Bemerkenswert ist, daß diese Segmente meist oder fast immer einen undeutlichen Querspalt aufweisen. Die Oogonie kurz vor ihrer Teilung weist nur acht Chromosome auf. Diese erscheinen in Form von Tetraden (Fig. 12 und 25). Daher müssen mehrere Segmente des segmentierten Knäuels (wahrscheinlich vier oder vielleicht nur zwei) zu einer Tetrade verschmolzen sein. Auf diese äußerst interessanten Zahlenverhältnisse werden wir in einem späteren Kapitel einzugehen haben.

Da die Oogonien meist in lebhafter Vermehrung begriffen sind, wurden viele Hunderte von Oogonienspindeln beobachtet.

Die in die Äquatorialplatte eingestellten Chromosome sind bei Seitenansicht schwer zu analysieren. Manchmal kann man mit ziemlicher Sicherheit acht zählen, die in der Seitenansicht einer Dyade, in der Flächenansicht einer Tetrade zu vergleichen sind. Jedenfalls stellen sie sich mit ihrer Längsachse in die Spindelachse ein (Fig. 26, Taf. VII). Bei derartigen eben eingestellten Chromosomen hat noch keine Teilung der Tetrade, die zur Bildung einer vierseitigen Säule führt, stattgefunden. Die Chromatinelemente sind noch durcheinandergewürfelt und weisen noch nicht die schematische Regelmäßigkeit der fertigen Äquatorialplatte auf. In den Seitenansichten vollkommen ausgebildeter Äquatorialplatten erscheinen die Chromosome immer als viersäulige Prismen mit querer Einschnürung und nur selten sichtbarem Längsspalt (Fig. 13 und 27, Taf. XI).

Die Chromatinelemente erfahren bei der Oogonienteilung keine Längsteilung, sondern werden ihrem angedeuteten Querspalt entsprechend geteilt. Wichtig ist die Tatsache, daß sich auch bei Polansicht diese Chromosome als Tetraden zu erkennen geben, besonders gut kurz nach der Teilung der Mutterchromosome. Auf diesem Stadium kann man gleichfalls sehr deutlich 16 tetradenförmige Tochterchromosome zählen (Fig. 14 und 28). Bei der Teilung rücken je acht Tetraden in je eine Tochteroogonie (Fig. 15, 16, 17, 18 und 29, 30, Taf. XI). Diese Zahlenverhältnisse wurden mit ziemlicher Sicherheit festgestellt, da diese Stadien sehr häufig waren. Bei beiden Oogonien-

teilungen fanden sich gleiche Zahlenverhältnisse. Nur unmittelbar nach der Teilung und während des Auseinanderrückens der Tochterplatten sind die tetradenförmigen Chromosome zu zählen. In der Telophase verklumpen sie (Fig. 19 und 30, 31). Spindelbildung und Zellteilung verläuft normal.

Von Interesse ist der Umstand, daß die sich teilende Oogonie — sobald sie bei ihrer Teilung insofern behindert ist, als sie zwischen dem Geißelepithel und dem die Schwammkanäle auskleidenden Epithel eingeklemmt ist — das Geißelepithel durchbricht, sich im Innern der Geißelkammer teilt und nach vollendeter Teilung wieder hinter das Geißelepithel zurückwandert. Zu Beginn dieser Wanderung zieht sich das Ei meist in der Nähe eines Spindelpoles in eine Spitze aus (Fig. 101, Taf. XV), die sich zwischen zwei Geißelzellen schiebt. Hierbei wird das ganze Geißelepithel durch das Ei etwas vorgebuchtet. Schließlich sprengt die vordringende Oogonie mittels eines breiten, fingerförmigen Pseudopods, zu dem sich die in Fig. 101 vorhandene Protoplasmaspitze ausgedehnt hat, das Geißelepithel, den Verband der einzelnen Geißelzellen lockernd (Fig. 102). Dabei werden durch den Druck der vordrängenden Oogonie die Geißelzellen zipflig ausgezogen. Hierbei ist in Betracht zu ziehen, daß die leeren, hinter den Eiern ausgesparten Räume als Lücken anzusehen sind, in denen die aufgelösten Nadeln gesessen haben.

Der Umstand, daß sich mit Vorliebe entsprechend der Längsachse der Spindel Pseudopodien ausbilden, läßt vermuten, daß die Vorgänge bei der Spindelbildung (vielleicht Strömungserscheinungen, wie sie von v. Erlanger 97 nachgewiesen wurden) die Pseudopodienbildung begünstigen, wiewohl keinerlei Strömungen im Plasma wahrgenommen wurden. Die Spindel liegt vielmehr meist wie ein scharf begrenzter Fremdkörper in der Oogonie. Eine Sphärenstrahlung oder sonstige strahlige Anordnungen der Plasmawaben waren nicht zu erkennen.

Schließlich durchbricht der zu einem breiten Pseudopod umgestaltete Pol der Oogonie das Geißelepithel und die Oogonie gelangt ins Lumen der Geißelkammer (Fig. 103). Dort angekommen, rundet sie sich sofort wieder ab, verhält sich also wie ein Flüssigkeitstropfen. Die verdrängten Epithelzellen rücken nach, indem sie von hinten wieder in die Lücke eintreten (Fig. 104), so daß sie vollkommen geschlossen wird (Fig. 105). Dies läßt auf eine große Elastizität der Geißelepithelzellen schließen, die trotz ihrer außerordentlichen Deformation (Fig. 102, 104) sofort nach dem Durchtritt ihre frühere Gestalt und Lage wieder annehmen. Nach Fig. 103 scheint besonders

der Moment der Metakinese mit der größten Pseudopodienbewegung und Kraftentfaltung der Oogonie zusammenzufallen, denn nach dem Durchtritt sind die Chromosome bereits auseinandergerückt (Fig. 104, 105). Die eben durchgewanderte Oogonie hängt noch mit zwei spitzen Fortsätzen zwischen den Geißelzellen (Fig. 105). Letztere haben sich wieder zu einem regelrechten Epithel angeordnet, und nur die spindelförmig ausgezogene Form einiger beim Durchtritt gequetschter Geißelzellen weist auch jetzt noch (Fig. 105 x) auf die gewaltsame Störung hin. Die Oogonie teilt sich nun innerhalb des Geißelkammerlumens (Fig. 106). Hier sehen wir neben dieser Teilung zwei junge Tochteroogonien mit rekonstruierten Kernen. Auch hier ist das Geißelepithel noch an einer Stelle, der Durchtrittsstelle der Oogonien, unterbrochen.

Die in Teilung begriffene Oogonie durchbricht aber nur dann das Geißelepithel, wenn dieses seiner Teilung im Wege steht. Liegt die Längsachse der Spindel parallel zum Geißelepithel (Fig. 107), oder liegt die Oogonie nicht direkt hinter der Epithelschicht, sondern in einer breiten Mesodermlage (Fig. 108), so durchbrechen die Oogonien nicht das Geißelepithel, da sie ja während der Teilung keine Raumbeschränkung erfahren. Nichtsdestoweniger können aber Pseudopodien ausgebildet werden. Fig. 108 zeigt, daß in diesem Falle die Lage der Spindel gleichgültig ist für den Ort der Pseudopodienbildung und für die Bewegungsrichtung, daß also nicht, wie wir in Fig. 101 bis 105 sahen, die Richtung der Pseudopodien immer mit der Spindellängsachse zusammenfallen muß.

Nach vollendeter Teilung wandern die jungen Oogonien bzw. Oocyten in ganz gleicher Weise hinter das Geißelepithel zurück (Fig. 20 und 21). Sie scheiden ein mehr oder weniger spitzes Pseudopod aus, mit dem sie wieder hinter das Geißelepithel zurückschlüpfen. Der Kern der jungen Tochteroogonie (= Oocyte) ist anfangs ein 2 μ großes Bläschen, in dem aber schon sehr früh ein Nucleolus und die wandständigen Chromosome zu bemerken sind (Fig. 20). Durch Flüssigkeitsaufnahme wächst der Kern und bildet schließlich wieder den mit unregelmäßigen Chromatinbrocken ausgestatteten Ruhekern (Fig. 20, 21, 32).

b) Oocyten.

1. Leptotän-, Diplotän-, Pachytän- und Dictyenstadium.

In der jungen Oocyte (Fig. 32) scheint dieses Ruhestadium nur von kurzer Dauer zu sein. Das Chromatin nimmt sehr bald einen

dünnfädigen Charakter an (Fig. 33) und wird darauf etwas kompakter (Fig. 34). Der Faden dieses Leptotänstadiums scheint einheitlich zu sein. Bald aber konzentriert sich dieser Faden auf $^3/_4$ des Kerninnern. Die Chromatinschlingen sind hierbei mit ihren Schleifenwinkeln nach dem leeren Kernsegment, in dessen Nähe auch der Nucleolus liegt, gerichtet. Die Chromatinfäden nehmen nun einen mehr parallelen Verlauf an. Sie scheinen jedoch an der Stelle, wo sie an die Kernmembran stoßen, oder besser, nach der sie gedrängt zu werden scheinen, noch miteinander zusammenzuhängen (Fig. 35, Taf. XI). Es hat also scheinbar noch keine Segmentierung stattgefunden. Diese ist teilweise eingetreten in Fig. 36 und scheint vollendet in Fig. 37, 38 und 40. Hierbei verdicken und verkürzen sich die Schleifen gleichzeitig. Ein Längsspalt konnte an ihnen nicht nachgewiesen werden, jedoch war an einigen Schleifen der Fig. 38 mit einiger Sicherheit ein Querspalt festzustellen. Auch die Zahl der polar angeordneten Segmente konnte bei der außerordentlichen Kleinheit des Objekts nicht bestimmt werden. Vermutungsweise sind es acht Schleifen. Jedenfalls findet sich bei den Schwämmen ein typisch ausgebildetes Bukettstadium. Ob auch ein Synapsisstadium (= dichter Knäuel) vorkommt, konnte nicht ganz sichergestellt werden. Sicherlich finden sich synapsisähnliche Verklumpungen. Es ist jedoch, wie Fig. 39 zeigt, nicht ausgeschlossen, ja mir sogar wahrscheinlich, daß diese Verklumpung nur hervorgerufen wird durch die Fixationsmittel oder doch wenigstens durch sie verstärkt wird. Denn wie wir auf dem Stadium der Fig. 39 sehen, ist auch die Kernmembran an einigen Stellen mitgerissen. Daneben finden sich auch ganz kompakte sypnasisähnliche Stadien, die ich aber als degenerative Oocyten ansprechen möchte.

Gerade nämlich auf dem Stadium der polar angeordneten Chromatinschleifen (Pachytänstadium) scheint eine Degenerationswelle zahlreiche junge Oocyten zu vernichten. Neben den erwähnten Verklumpungen finden sich besonders häufig unregelmäßige Ein- und Abschnürungen des Kerns vor, die immer zum Untergang der jungen Oocyten führen. Es ist mir wahrscheinlich, daß diese degenerierenden Eier teilweise mit die Nährzellen für die älteren Oocyten abgeben (siehe später S. 189).

Diese Degenerationswelle ist jedenfalls zurückzuführen auf eine Depression, in der sich die junge Oocyte infolge des Ausfalls einer Teilung — als welche man ja das Bukettstadium aufgefaßt hat — befindet. Eine ähnliche Degenerationsperiode während der pachytänen Stadien fand auch Popoff (07).

Weiterhin scheint es während des Bukettstadiums zu einem Austritt von Chromidien zu kommen. Dieser wurde zwar nicht direkt beobachtet, ja es finden sich sogar ausgebildete Pachytänstadien mit nur äußerst spärlichen Andeutungen von plasmatischen Chromatinschollen (Fig. 37 und 38). Meist jedoch finden sich im Plasma in der Nähe der polwärts orientierten Schleifen zahlreiche mit Eisenhämatoxylin dunkelgefärbte Gebilde, die anfangs kompakt sind (Fig. 35 und 36), später aber mehr und mehr aufquellen (Fig. 40). Hierbei ist an diesen Schollen eine dunkle Außenzone von einem lichteren Centrum zu unterscheiden (Fig. 41), in dem meist dunklere Granula liegen. Während der Auflösung des Bukettstadiums kommt es zu einem Zerfall dieser scheinbaren Chromatinmassen (Fig. 42); sie werden farbloser und sind noch längere Zeit während des folgenden Dictyenstadiums als dunklere Wolken im Plasma zu sehen (Fig. 43).

Wie erwähnt, steht in diesem Falle die Herkunft dieser Gebilde aus dem Kern nicht fest. Denn einmal konnte ich den Austritt aus dem Kern bzw. die diesen wahrscheinlich machende Lagerung der fraglichen Massen dicht an der Kernmembran nicht beobachten. Zum andern versagte hier die Reaktion mit Chromatinfarben, da sich diese Schollen bei den äußerst kleinen Verhältnissen nicht deutlich von dem ziemlich stark gefärbten Plasma abhoben.

Sollten diese Gebilde in der Tat aus dem Kern stammen, wie man es nach Analogie mit zahlreichen bisher beschriebenen Fällen vermuten könnte, so ist bemerkenswert, daß bei Auflösung dieser Schollen das Plasmawachstum einsetzt. Diese Tatsache soll nach Goldschmidt (04) auf der Aktivierung des Plasmas von seiten der zerfallenden Chromatinmassen beruhen.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung erfahren die polwärts gerichteten Schleifen eine Rückbildung; sie ordnen sich zu regellos verlaufenden Strängen um (Fig. 41), die sich schließlich in einzelne Granula auflösen (Fig. 42). Während dieser Rückdifferenzierung kann das Kernreticulum eine Zeitlang noch eine gewisse Polarität aufweisen (Fig. 42), schließlich verliert sich aber auch diese und der Kern erscheint in ganzer Ausdehnung von unregelmäßigen Chromatinbrocken durchsetzt. Diese Chromatinanordnung erhält sich scheinbar während der ganzen Wachstumsperiode.

Leider fehlen die weiteren Wachstumsstadien bei der von mir untersuchten *Sycon*-Species. Immerhin fand ich bei *Sycandra setosa* in fast ausgewachsenen Eiern — Fig. 44—46: diese drei Stadien sind bei einer Vergrößerung von 2 mm Oc. 8 gezeichnet, während

die übrigen Stadien der Taf. XI bei 2250-facher Vergrößerung (2 mm Ocular 18) wiedergegeben sind), — deren Kerne die später zu schildernde erste Zerstäubung noch nicht durchgemacht haben, die gleichen Chromatinverhältnisse wie in Fig. 42 und 43, so daß es mir wahrscheinlich ist, daß diese Form des fein verteilten Chromatins während der ganzen Wachstumsperide beibehalten wird.

Ganz im Einklang hiermit steht auch die Annahme Borns (94): »Die feine Verteilung des Chromatins im Keimbläschen während des Wachstums der Eizelle läßt sich ganz gut als eine Steigerung des für das individuelle Zelleben aktiven Zustandes des Kerns auffassen«, eine Ansicht, der auch R. Hertwig (98) zuneigt: »Wenn es richtig ist, daß der Kern auf den Verlauf der Lebensfunktionen des Protoplasmas einen Einfluß ausübt, und zwar durch Vermittlung des Chromatins, so muß letzteres in stark funktionierenden Zellen eine Anordnung gewinnen, welche für Entfaltung seiner Eigenschaften die günstigste ist. Eine derartige Anordnung ist wohl sicher in der feinen Verteilung gegeben.«

Bemerkenswert ist auf diesen Stadien auch noch die Tatsache, daß während der Auflösung des Bukettstadiums und der Zerkleinerung des Chromatins im Kern dieser ganz augenscheinlich an Volum abnimmt (Fig. 40—43).

1 a. Theoretische Erörterungen.

Wir sehen also, wie auf die Periode der Oogonienvermehrung eine Periode folgt, in der die Teilungen eingestellt werden. Gleichzeitig beginnen die jungen Oocyten ihr langsames, lange andauerndes Wachstum, im Verlauf dessen sie zum ausgewachsenen unreifen Ei werden. Wir können deshalb wohl mit Recht die Frage aufwerfen: wie kommt es zu diesem enormen Wachstum der Eizelle bei scheinbar völliger Sistierung der Teilfähigkeit? Auf diese Frage gibt uns nach R. Hertwig (08) die experimentelle Untersuchung Aufschluß: »Wenn man künstliche Parthenogenesis der Eier durch schwache Reize hervorruft, so beobachtet man gar nicht selten, daß auch die Kernteilungen nicht zum normalen Abschluß kommen, daß die Chromosome sich zwar vermehren, dann aber wieder untereinander zu einem Kern zusammenfließen. Indem dieser Prozeß sich immer wieder von neuem wiederholt, können Riesenkerne entstehen, welche dem Keimbläschen des Eies an Größe nicht nachstehen.«

Nun liegen in der Tat in der Literatur zahlreiche Angaben vor, die Ansätze zur Teilung, rückgängig gemachte Teilungen oder ganz

und gar durchgeführte Teilungen für junge Oocyten behaupten. So haben bereits Häcker (92) und Born (94) den früh auftretenden Längsspalt bei Copepoden- und Selachiereiern darauf zurückgeführt, daß ursprünglich die erste Teilung der Reifungsperiode alsbald auf die letzte Oogonienteilung folgte. Rückgängig gemachte Teilungen fand Giardina bei den 15 Dotterzellen des *Dytiscus*-Eies. Während des Eiwachstums wurden im Kern der Dotterzellen mehrmals Teilungsversuche gemacht, indem Tetradenchromosome gebildet und wieder rückgebildet wurden. Auch bei den unreifen Eiern von *Tysanozoon Diesingii* soll nach Selenka (81) eine völlige Teilungsfigur mit Centralkörper, Chromosomen und Spindel ausgebildet werden. Die eingeleitete Teilung wird aber wieder rückgängig gemacht. Nach Meves (95) kommen in den jungen Oocyten von *Salamandra* »wirkliche Teilungsphasen« vor. Diese endigen aber jedesmal mit einer Degeneration der Oocyten.

Während der ersten Phase der normalen Wachstumsperiode des Eies wurden in den meisten bisher beschriebenen Fällen Chromosome ausgebildet, meist in reduzierter Zahl, die einen deutlichen Längsspalt aufweisen. Diesen hat man einerseits (Sutton, Mc Clung, Boveri, Schreiner u. a.) als Ausdruck einer parallelen Konjugation zweier Chromosome aufgefaßt, andrerseits aber (Woltereck 98, Hertwig 07 und 08) als Versuch einer Teilung.

Hertwigs (07) »Versuch, das diplotäne Stadium des Kerns der Oocyten und Spermatocyten und die anschließende Wachstumsperiode der Geschlechtszellen auf abortive Teilungen zurückzuführen, setzt voraus, daß die Zellen eine physiologische Abschwächung ihrer normalen Teilungsenergie erfahren haben, ähnlich der experimentell herbeigeführten Abschwächung in den von mir zuerst besprochenen Fällen. Es fragt sich nur, ob wir ein Recht haben, eine derartige Abschwächung der Teilungsenergie anzunehmen.

Die auffallende Erscheinung, daß die Geschlechtszellen nach einer Periode lebhafter Vermehrung in die Wachstumsperiode eintreten, hat man bisher versucht, als eine zweckmäßige Einrichtung verständlich zu machen: das Ei muß wachsen, um das zur Bildung eines neuen Organismus nötige Material zu gewinnen. Diese Erklärung macht jedoch nicht verständlich, warum auch bei der Spermatogenese eine Wachstumsperiode eintritt, obwohl doch hier die Entwicklung das genaue Gegenteil wie beim Ei anstrebt, möglichst kleine, bewegliche Elemente zu liefern. Auch würde die Zweckmäßigkeit einer Einrichtung noch nicht erklären, welche Bedingungen

vorausgehen müssen, damit die zweckmäßige Einrichtung in Erscheinung tritt. Ich habe daher an einer andern Stelle versucht, die Wachstumsperiode der Geschlechtszellen mit den Depressionszuständen der Protozoen in Parallele zu bringen. Auf Zeiten lebhafter Vermehrung folgt bei Protozoen eine Zeit, in welcher Assimilation und Vermehrung aufhören. So wird auch die Vermehrungsperiode der Geschlechtszellen durch eine Periode unterbrochen, in welcher die Teilungsfähigkeit geschwunden ist, nur daß bei den Geschlechtszellen die Fähigkeit des Wachstums, besonders bei den Eiern, erhalten bleibt«.

Wenn wir uns nun fragen, warum bei Eiern trotz dieser anzunehmenden Schädlichkeiten die Fähigkeit zu wachsen und zu assimilieren erhalten bleibt, so gibt uns hierauf die Hertwigsche Vorstellung über die Kernplasmarelation Antwort. Hertwig (05): »Wird auf dem kritischen Stadium durch schädigende Einflüsse die Teilung der Zelle unterdrückt, d. h. die Kernplasmaspannung ausgeglichen, ohne daß es zur Teilung kommt, dann muß durch erneutes Wachstum der Zelle — entsprechend der doppelten Größe des Kerns auf das Doppelte der gewöhnlichen Teilungsgröße der Zelle — der zur Teilung der Zelle nötige Grad der Kernplasmaspannung neu erzielt werden.«

2. Kritisches Stadiums der Kernzerstäubung; Auftreten von Chromidien.

Im weiteren Verlaufe der Kernentwicklung kommt es nun nach Vollendung des beträchtlichen Plasmawachstums zu einem hochgradigen (weitgehenden) Schwund des Chromatins innerhalb des Kerns, zu dem viel erörterten kritischen Stadium, in welchem das Kernnetz fast völlig von Chromatin entblößt zu sein und nur aus einem verwaschenen, achromatischen Netzwerke zu bestehen scheint (Fig. 47). Ob noch feinste chromatische Körnchen auf diesem Netzwerke vorhanden sind, konnte ich wegen der Dichte und teilweisen Verklumpung des achromatischen Netzwerkes nicht entscheiden. Ist der Kern der ausgewachsenen Oocyte auf dem kritischen Punkt der (scheinbar) völligen Chromatinarmut angelangt, so finden sich an der Außenseite der Kernmembran, ihr dicht angelagert, lange wurstförmige, intensiv mit Safranin, Boraxkarmin und Eisenhämatoxylin sich färbende Gebilde (Fig. 47)[1]; oder aber es kann die ganze Kern-

[1] Die Bilder sind alle nach Eisenhämatoxylinpräparaten gezeichnet, die viel bequemer zu kopieren sind als Safranin- oder Boraxkarminpräparate, da

membran an ihrer Außenseite von kleinen und größeren Kügelchen besetzt sein, so daß man sich wirklich des Eindrucks, den GOLDSCHMIDT (05) mit »Ausschwitzen« von Chromatin bezeichnet hat, nicht erwehren kann. Denn aller Wahrscheinlichkeit nach handelt es sich hier um aus dem Kern entferntes Chromatin. Zum ersten, weil die Höhe dieser Chromidienbildung mit dem Schwund des Kernchromatins zeitlich zusammenfällt; zum andern, weil die Lage dieser Stränge und Kugeln an der äußeren Seite der Kernmembran ein Hindurchdiffundieren durch die Kernmembran oder eine Secretion von seiten der Kernmembran sehr wahrscheinlich macht; zum dritten gelingt es dann an manchen Stellen direkt, eine Art Fortsetzung des außerhalb des Kerns liegenden Chromidialstranges in das Innere des Kerns festzustellen (Fig. 47 unten links), und schließlich spricht auch das färberische Verhalten für diese Annahme.

Die größeren Chromatinstränge lösen sich zu Kugeln auf, die anfangs noch durch dünne Fäden untereinander oder mit dem Hauptstrange in Verbindung stehen (Fig. 47, 49, 50, 51). Bei den später zu besprechenden Strahlungserscheinungen um den Kern werden die zerfallenden Chromidien peripherwärts verlagert (Fig. 50—52). Dort zerbröckeln sie in immer kleinere Bruchstücke, die schließlich ihre Färbbarkeit fast völlig einbüßen. Öfters sind die zerfallenden Chromidien in eine kleine Plasmawolke eingeschlossen, die jedenfalls aus den zerfallenen Chromidialteilchen besteht. Meist kann man die Reste der Chromidien noch in den Befruchtungsstadien (z. B. Fig. 76) als peripher gelagerte, etwas stärker als das übrige Plasma färbbare Körner nachweisen, die man dann vielleicht als eine Art — wenn auch spärlicher — Dotterkörnchen ansprechen könnte.

Hier sei im voraus erwähnt, daß sich Chromidien auch von den Kernen gefressener Zellen herleiten können, wie wir dies später ausführlicher beschreiben werden.

Hiermit sind wir aber schon der Entwicklung des Kerns vorausgeeilt; wir kehren deshalb zurück zu dem Stadium, auf dem der Kern völlig von Chromatin entblößt zu sein schien (Fig. 47). Dieser Zustand ist jedoch nur von kurzer Dauer. Denn schon während der ersten Phasen der Chromidienauflösnng kommt es zu einem beträchtlichen Chromatinwachstum, indem sich zuerst einzelne und

---

sich bei letzteren das Plasma ziemlich stark mitfärbt. Deshalb ist zu betonen, daß sich die Chromidien mit diesen beiden spezifischen Chromatinfarben ganz intensiv färben und deshalb mit großer Wahrscheinlichkeit als Chromatin anzusprechen sind.

dann immer zahlreichere Körnchen auf dem Reticulum einfinden (Fig. 48), das schließlich dicht besät von diesen stark färbbaren Körnchen ist (Fig. 49). Diese reihen sich aneinander, verschmelzen dann und bilden undeutliche und anfangs noch locker erscheinende chromatische Züge im Kern (Fig. 50), die sich schließlich immer mehr individualisieren (Fig. 51) und endlich ein den ganzen Kern durchsetzendes Netzwerk von teils annähernd gleich starken, teils aber auch ziemlich unregelmäßigen Chromatinsträngen bilden (Fig. 52 und 52 a). Eine Längsspaltung in diesen Chromatinsträngen konnte ebenso wie beim Bukettstadium nicht nachgewiesen werden; manchmal schien allerdings die Anordnung der Mikrosomen zweireihig zu sein, wie z. B. in Fig. 51, doch ist dies sicherlich nur ein zufälliges Verhalten. Jedenfalls findet sich niemals ein gleichmäßiger Chromatinfaden, aus dessen Segmenten sich die Richtungsspindelchromosome bilden könnten. Vielmehr kann man immer auch auf Stadien mit einigermaßen regelmäßig ausgebildeten Chromatinsträngen noch zahlreiche verbackene Chromatinkonglomerate im Kern wahrnehmen (Fig. 52). Auf diesem Stadium hat das Chromatinwachstum im Kernseinen Höhepunkt erreicht.

Während dieses Chromatinwachstums findet man neben dem großen, vacuolenhaltigen Nucleolus oft kleine intensiv färbbare Nucleolen (Fig. 50, 51, 52), ein Verhalten, das ja bei jeder intensiven Chromatinvermehrung zu beobachten ist.

Die darauffolgende Ausbildung der Richtungsspindelchromosome geht mit einer weitgehenden zweiten »Reduktion« des Kernchromatins Hand in Hand.

Betrachten wir zunächst die Ausbildung der Chromosome.

Das Chromatin des niemals vollständig individualisierten und immer mit größeren oder kleineren Chromatinkonglomeraten versehenen Chromatinstranges zieht sich auf zahlreiche Sammelstellen zurück. Dabei wird einmal das Kernreticulum wieder weitverzweigter und erinnert in seiner diffusen Verteilung an die Periode der Wachstumsstadien des Chromatins (Fig. 53 u. 53 a). Zum andern werden große Teile des Kernreticulums in dem Maße, wie sich das Chromatin auf gewisse Stellen konzentriert, achromatisch, so daß wir ein dichtes Gewirr achromatischer Fasern mit zahlreichen dazwischen eingestreuten einzelnen oder untereinander verbackenen Chromatingranula haben.

Diese Konzentrierung führt schließlich zu wenigen unregelmäßig globulitischen Chromatinkonglomeraten, die in dem immer zarter

werdenden achromatischen Netzwerk meist in der Nähe des Nucleolus suspendiert sind. Hierbei findet nun außer der Konzentration auch eine ganz beträchtliche zweite Zerstäubung des Chromatins statt, deren Größe sich am besten erkennen läßt:

1. Durch Vergleich der Chromatinmengen der Stadien Fig. 51, 52 (52 a), 53 (53 a) mit den bei derselben Vergrößerung gezeichneten Richtungsspindelchromosomen (Fig. 56).

2. An den Mengen des während der Ausbildung dieser Chromosomen innerhalb des Kerns degenerierenden Chromatins.

So zeigt uns Fig. 54 a und 55 a und b besonders am Nucleolus Anhäufungen schwach tingierbaren degenerierenden Chromatins. In diesem Falle führt also die Degeneration nicht zum Austritt von Chromidien, sondern spielt sich innerhalb des Kerns ab, in dem große Mengen von Chromatin vollkommen aufgelöst zu werden scheinen, so daß man die den Kern durchziehenden Wolken als die Reste des zerstäubten Chromatins ansprechen kann (Fig. 55). Hierbei schmelzen die in Fig. 54 noch ziemlich beträchtlichen Chromatinkonglomerate ersichtlich zu wenigen kleinen Chromatinbrocken zusammen (Fig. 55 und 55 a). Aus diesen leiten sich dann — wie, wurde im einzelnen nicht beoachtet — die Richtungsspindelchromosome ab.

Die Seriation der Bilder erfolgt äußerst sicher dadurch, daß bei der ersten Zerstäubung Chromidien gebildet werden, deren Zerfallsprodukte allmählich peripher wandern und schließlich resorbiert werden (Fig. 47—52). Außerdem wird aber auch durch das jetzt einsetzende Wachstum des Chromatins — während der Periode der Chromidienresorption — die Seriierung sichergestellt.

Die zweite Zerstäubung kann unmöglich mit der ersten verwechselt werden, einmal wegen der reziproken (umgekehrten) Folge ihrer Phasen, die im Gegensatz zur ersten Zerstäubung ohne Chromidienbildung verläuft. Die im Kern schollig degenerierenden, abschmelzenden Chromatinkonglomerate sind weiterhin aber so charakteristisch, daß ein Irrtum in der Reihenfolge der Bilder ausgeschlossen ist. Dann ist ferner noch der Kern während dieser zweiten Zerstäubung aus weiter unten zu besprechenden Gründen peripher gewandert. Diese charakteristische periphere Lage schließt jede Verwechslung aus.

Hier sei noch kurz darauf hingewiesen, daß die Kerne der Oocyten meistens eine ovale Form haben, die sich dem Ellipsoid der Zelle anpaßt. Bei Eiern, die infolge einer Zwangslage eine etwas

abweichende Gestalt haben, paßt sich das Keimbläschen dieser Form ziemlich genau an (Fig. 54, Taf. VIII). Hieraus kann man auf einen flüssigen Aggregatzustand des Kerns schließen.

2a. Theoretische Erörterung.

Nach dieser Abschweifung fragen wir uns: welchen Zweck hat die beschriebene zweimalige Zerstäubung des Chromatins und das zwischen beiden Degenerationen liegende Chromatinwachstum?

Betrachten wir zunächst die erste Zerstäubung, die zum Austritt zahlreicher Chromidien und zum scheinbar völligen Schwund des Kernchromatins führt. Diese Schwankungen in der Chromatinmasse sind ja sehr oft, wohl am ersten mit von RÜCKERT (92) beschrieben und bereits von diesem Autor dahin interpretiert worden, daß man in dem ausgestoßenen Chromatin eine Art »somatischen Chromatins« erblicken muß, dessen Verrichtungen dem Zelleib zugute kommen, im Gegensatz zum propagatorischen Chromatin, das im Kern zurückbleibt. In ähnlicher Weise unterschied JORDAN (93) im Amphibienkern eine Hauptmasse, die er dem Makronucleus der Infusorien gleichsetzte, und eine kleine Chromatinmenge, die die Reifungschromosome liefert und dem Nebenkern entsprechen soll. LUBOSCH (02) gelangte ebenfalls am Amphibienkeimbläschen zur Aufstellung der Begriffe des »Idio- und Trophochromatins«.

Schließlich wurde das Problem von SCHAUDINN (03) dahin präzisiert, daß er, von Protozoen ausgehend — in der Sonderung von Chromidialnetz und bläschenförmigen Kernen der Monothalamien zwei verschiedene Chromatinarten erblickte: die bläschenförmigen Kerne der Monothalamien hält er für somatische Kerne, das Chromidialnetz für das Vererbungs- oder Idiochromatin.

Im Anschluß an SCHAUDINN schrieb GOLDSCHMIDT (04) jeder — Protozoen- wie Metazoen- — Zelle eine »prinzipielle Doppelkernigkeit« zu. »Die Zelle enthält einen somatischen und einen propagatorischen Kern«.

Eine nicht unwichtige Stütze für diese Anschauung einer prinzipiellen Trennung beider Chromatinarten sollen noch GOLDSCHMIDT (04 und 05) die Kerne wachsender Eier bilden: »Die vollständige Trennung beider Kernarten dürfte .... in der Ovogenese und Spermatogenese der Metazoen vorliegen«. — »Bei Eizellen nur während der Dotterbildung.« — »Der somatische Kern ist dann in dieser verteilten Form (von Chromidien: Zus. d. Verf.) am Ort der höchsten somatischen Funktion zugegen, er steht ihnen vor und verbraucht sich dabei

selbst.« Ebenso in seiner *Zoogonus*-Arbeit (05): »Da es sich um einen somatischen und propagatorischen Kern handelt oder diesen entsprechende Kernsubstanzen, so tritt diese Trennung vor allem in lebhaft funktionierden Zellen zutage. Solche sind aber auch die Eizellen im Wachstumsstadium und während der Dotterbildung« . . . . »Sobald das Spirem verschwindet, wird auch auf der Kernoberfläche die chromatische Substanz ausgeschwitzt, die sich später zum Dotterkern verdichtet. Nun beginnt das Wachstum der Eizelle, gefördert durch die Anwesenheit des somatischen Kerns in verteilter Form im Plasma. Der Kern, dessen Chromatin in die typische Ruheform des Keimbläschens übergeht, enthält nur noch Idiochromatin, den propagatorischen Kernanteil, der ohne Rest später in die Reifungschromosome aufgeht.«

Wenn aber, wie bei *Sycon* und z. B. auch bei *Zoogonus*, trotz des ins Plasma ausgestoßenen trophischen Kerns kein Plasmawachstum stattfindet, so beweist gerade diese Tatsache nach GOLDSCHMIDT die Berechtigung einer prinzipiellen Trennung zweier Chromatinarten: auch in Fällen, wo das trophische Chromatin nicht zur Dotterbildung und nicht zum Plasmawachstum benötigt wird, auch in diesen Fällen findet eine Trennung des Tropho- vom Idiochromatin statt.

So hätten wir denn in den Stadien der Fig. 47, Taf. XII im Kern zurückbleibend das Idiochromatin, wogegen das Trophochromatin in Gestalt von Chromidien ins Plasma ausgestoßen ist. Da es zu keiner Dotterbildung kommt, und da das Plasmawachstum bereits beendet ist, zerfallen die Chromidien — ohne durch ihren Zerfall das Plasma zu größerem Stoffwechselumsatz, d. h. zu weiterem Wachstum zu aktivieren.

Auf diese Periode äußerster Chromatinzerstäubung folgt nun ein sehr ausgedehntes Chromatinwachstum, das zur vielfachen Menge des in die Richtungspindel eingehenden Chromatins führt (Fig. 48—52). Da der größte Teil dieses neu angelegten Chromatins bei der Ausbildung der Richtungsspindelchromosome wieder abgeschmolzen wird (Fig. 53—55), so muß bei Annahme der Doppelkernigkeitshypothese das Wachstum des Chromatins in den Stadien der Fig. 48 bis 52, Taf. XII auch zur Bildung großer Mengen von Trophochromatin führen, das dann ein zweites Mal kurz vor der Ausbildung der Reifungschromosome eine Trennung vom Idiochromatin erfährt.

Nach GOLDSCHMIDT »ist schließlich auch der Fall denkbar und auch verwirklicht, daß die Trennung (von Idio- und Trophochromatin)

Anm. d. Verf.) bis zu den Reifungsteilungen innerhalb des Kernes nur vollzogen bleibt. Es geht dann nur ein Teil des Chromatins in die Reifungschromosome ein, das Idiochromatin; ein Teil gelangt ins Plasma, um dort zugrunde zu gehen, das Trophochromatin. So deute ich z. B. den sogenannten Nucleolus des *Myzostoma*-Eis«. Viel schöner noch als bei *Myzostoma* sehen wir auch bei *Nephelis* (JÖRGENSEN 08) nach der Zerstäubungsperiode — die der Periode des Chromidienaustritts bei Syconen entspricht — neben dem die Richtungsspindelchromosome liefernden Chromatinballen ein enormes Wachstum der Nucleolen (vgl. Fig. 77—83, Taf. XXII), die teilweise schon vor der Kernauflösung aus dem Kern entfernt und vom Plasma resorbiert werden.

Vom Standpunkt der Doppelkernigkeitstheorie aus betrachtet verhalten sich nun die Syconen insofern primitiv, als bei ihnen die morphologische Trennung der beiden in Frage stehenden Chromatinarten innerhalb des Kerns in den Stadien vor der Ausbildung der Reifungsspindel noch nicht durchgeführt ist.

Bei dem enormen Chromatinwachstum (Fig. 48—52) erfahren Idio- und Trophochromatin gleichmäßig und gemeinsam auf dem ganzen chromatischen Netzwerk eine Massenzunahme, ohne daß beide Chromatinarten morphologisch auseinanderzuhalten wären. Bei der Herausarbeitung des Idiochromatins schmilzt das Trophochromatin innerhalb des Kerns von den globulitischen Chromatinballen ab (Fig. 53—54), ohne daß es zur Chromidienbildung käme. Das degenerierende Chromatin verliert seine intensive Färbbarkeit, ballt sich zu wurstförmigen Massen, besonders in der Nähe des Nucleolus (Fig. 55*a* u. *b*) zusammen und erfährt schließlich eine totale Zerstäubung. Wenigstens könnte man die auf diesen Stadien den Kern durchziehenden Wolken (Fig. 55) für die letzten Reste des degenerierten Throphochromatins halten. Die vollständige Trennung beider Chromatinarten wird also erst im Moment der vollendeten Herausarbeitung der Reifechromosome erreicht.

Im Gegensatz zu GOLDSCHMIDT (04 und 06) nimmt aber HERTWIG (07) an: »daß die Unterscheidung von Idiochromatin und Somatochromatin keine Unterstützung in den vorhandenen Beobachtungen findet«. So stellte sich bei Encystierungsexperimenten mit gleichartig kultivierten Actinosphärien heraus, daß in der Wärme mehr Kerne resorbiert wurden, daß also größere Cysten gebildet wurden als in der Kälte.« »Wären in einem *Actinosphärium* zweierlei Kerne vorhanden, somatische und generative, von denen die ersteren bei

der Encystierung aufgelöst werden, die letzteren nicht, so würde das Zahlenverhältnis beider von Temperaturunterschieden nicht beeinflußt werden können; es müßte stets die gleiche von der Zahl der generativen Kerne abhängige Zahl Konjugationscysten resultieren.« So aber werden durch Erhöhung der Temperatur zahlreiche Kerne eingeschmolzen, die bei der niedrigeren Temperatur zu Geschlechtskernen geworden wären, da die hohe Temperatur die Resorptionsfähigkeit des Plasmas steigert. Dementsprechend sind die Cysten bei höherer Temperatur weniger zahlreich und größer als in der Kälte.

In gleicher Weise kommt auch SWARZEWSKY (08) zu dem Resultat, »daß die Chromidien in der Form, in welcher wir sie bei *Arcella*, *Difflugia*, *Echinopyxis* antreffen, gleichzeitig erscheinen als »Chromidien im engeren Sinne« (GOLDSCHMIDT), indem sie bestimmte, die Verdauung betreffende Funktionen der Zelle ausüben, und als »Sporetien« (GOLDSCHMIDT), indem sie Chromatin für die Geschlechtskerne liefern. Auf diese Weise ist es ersichtlich, daß für die angeführten Thalamophoren eine Einteilung des Chromatins in Idio- und Trophochromatin nicht durchgeführt werden kann.«

Ganz abgesehen von diesen Beobachtungen ist aber nach HERTWIG (07) eine Unterscheidung der in Rede stehenden Chromatinarten »mit den herrschenden und durch zahlreiche Erfahrungen wohl begründeten Anschauungen vom Zellenleben unvereinbar« . . . . . »Somatochromatin ist Idiochromatin, dessen Anlagen zur Tätigkeit erwacht sind. Idiochromatin läßt sich nicht als etwas Besonderes, was neben dem Somatochromatin besteht, auffassen; es ist Somatochromatin, welches eine Hemmung seiner Wirkungsweise erfahren hat und unter geeignete Bedingungen gebracht diese Hemmung abstreift und erneut seine Wirkungsweise entfaltet. Zwischen Somatochromatin, dem aktivierten Idiochromatin, und dem Protoplasma eine besondere, gleichsam vermittelnde weitere Kernsubstanz anzunehmen, dazu geben unsre Kenntnisse vom Zellenleben keinen Anlaß, am wenigsten bei den Protozoen«.

Wenn, wie bei Syconen, die endgültige Trennung von Idio- und Trophochromatin erst unmittelbar im Moment der Bildung der Reifechromosome erfolgt, so kann man den Zweck der ersten Chromatinzerstäubung (Fig. 47 und 48, Taf. XII) nicht darin erblicken, daß die beiden prinzipiell verschiedenen Chromatinarten getrennt werden sollen, wenn kurz darauf ein neues Wachstum und eine abermalige Zerstäubung des Trophochromatins stattfindet. Nur dann hätte die Trennung der beiden Chromatinarten in dem Stadium der Fig. 47

einen Sinn, wenn der in das Plasma austretende trophische Kernteil das Plasma zu regerem Soffwechsel anregte. Wie bemerkt, steigern aber beim *Sycon*-Ei auf diesem Stadium (Fig. 47) der Austritt und Zerfall zahlreicher Chromidien keineswegs die somatische Tätigkeit (Wachstum oder Dotterbildung) der Eizelle.

Darum hat für mich zur Erklärung der beiden Zerstäubungen die Annahme Hertwigs den geringeren Grad der Unwahrscheinlichkeit, nämlich daß es sich bei diesen Chromatinschwankungen und bei dieser Chromidienbildung um einen Regulationsvorgang handelt zur Herstellung der — durch die postulierte unterderückte Teilung in den »synaptischen« Stadien und durch die lange Funktion zugunsten des Kerns gestörten — Kernplasmanorm. Nach R. Hertwig (07) führt nämlich »starke funktionelle Tätigkeit der Zelle zur Hypertrophie der Kernsubstanz, welche, wenn sie einen Höhepunkt erreicht hat, die Funktionsunfähigkeit der Zelle zur Folge hat. Dieser Kernhypertrophie wirkt die Bildung von Chromidien entgegen, indem Kernteile ausgestoßen und im Protoplasma zerstört werden«. Die Hypertrophie der Kernsubstanz ist nach Hertwig (08) so zu erklären, »daß der Kern dem Protoplasma, um es in aktiven Zustand zu versetzen, Substanzen entzieht«. Diese »durch die Funktion bedingte Zunahme an Kernsubstanz« bezeichnet Hertwig als »funktionelles Wachstum des Kerns«.

Außer diesem kann man aber auch annehmen, daß der Kern ein Teilungswachstum erfahren hat. Der Längsspalt des diplotänen Stadiums weist nämlich nach Woltereck und Hertwig auf die Vorbereitung zu einer Teilung hin, die aber unterdrückt wurde. Die Eizelle muß danach eine physiologische Abschwächung ihrer normalen Teilungsenergie erfahren haben. Diese Schädigung der Eizelle beruht nach Hertwig (07) auf einem Depressionszustand der Geschlechtszellen während der Wachstumsperiode, der zu vergleichen ist mit den Depressionszuständen bei Protozoen, bei denen auch auf eine Periode lebhafter Vermehrung Zeiten folgen, wo Assimilation und Vermehrung aufhören.

Ob aber diese Erklärung der Zerstäubung — als Regulationsvorgang zur Herstellung der Kernplasmanormen — wirklich das Richtige trifft, vermag ich nicht zu entscheiden. Jedenfalls erklärt sie nicht das darauffolgende enorme Chromatinwachstum und seine zweite Degeneration. Man könnte zwar annehmen, daß der in Fig. 47 zugunsten des Plasmas einsetzende Zerstäubungsvorgang über das Ziel hinausgeschossen und zu viel Chromatin degeneriert wäre. Infolgedessen

müßte die zuungunsten des Kerns auftretende Kernplasmaspannung durch ein starkes Chromatinwachstum ausgeglichen werden. Auch dieser »Regulationsvorgang« des Chromatinwachstums schösse (vielleicht infolge der bedeutenden Kernplasmaspannung, wie sie z. B. in Fig. 47 gegeben ist) über das Ziel hinaus und führte zu einer im Verhältnis zum Plasma wieder zu reichlichen Chromatinmenge, die dann ein zweites Mal zerstäubt werden müßte. Demnach wäre die erste Zerstäubung und das Wachstum sowie die zweite Zerstäubung des Chromatins nur der morphologische Ausdruck eines Pendelns der Chromatinmassen zur Wiederherstellung der durch die oben erwähnten Faktoren (unterdrücktes Teilungs- und funktionelles Chromatinwachstum) gestörten Kernplasmanorm[1]).

Ich glaube jedoch, daß es besser ist, diese komplizierten Tatsachen als solche vorläufig nur zu verzeichnen, ohne theoretische Erörterungen an sie zu knüpfen oder eine theoretische Erklärung dafür zu suchen. Die Vorgänge bei dem Eiwachstum scheinen mir das komplizierte Zusammenspiel mannigfaltiger und je nach den verschiedenen Objekten verschieden stark in Erscheinung tretender und verschieden sich beeinflussender Kräfte zu sein, so daß sich diese komplizierten Vorgänge nicht aus einem Prinzip heraus erklären lassen, sondern das Resultat zahlreicher aufeinanderwirkender Kräfte sind.

---

[1]) Dieser Erklärungsversuch erscheint mir keineswegs gekünstelt oder eigens auf die Theorie der Kernplasmarelation zugeschnitten zu sein. Denn fast überall, wo wir in der Natur Regulationserscheinungen begegnen. finden wir, daß sie erst nach einigen Oszillationen zur Norm zurückführen. Um die große Verbreitung der Regulationsschwankungen zu zeigen, seien aus möglichst verschiedenen Gebieten Beispiele angeführt.

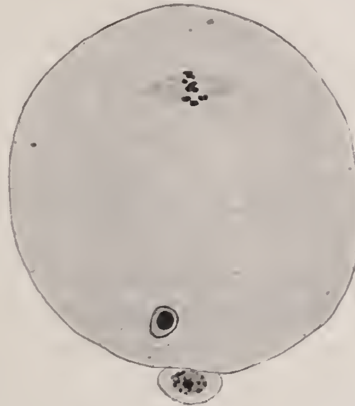
1. Wenn man einen negativ geotropischen, gerade aufrecht wachsenden Pflanzenteil (z. B. eine Keimpflanze) »aus seiner Lage herausbringt, dann richtet er sich, soweit er noch wachstumsfähig ist, wieder auf. Wie beim Heliotropismus erfolgt die Krümmung durch das gesteigerte Wachstum der einen und verminderte Wachstum der Gegenseite, und der Ort des stärksten Wachtums ist im allgemeinen auch hier derjenige der schärfsten Krümmung«. (STRASBURGERS Lehrbuch [04]. S. 227.) Hierbei ist auch ein Über das Ziel hinausschießen des Regulationsvorganges zu konstatieren, indem »die Reaktiou der Pflanze nicht sogleich mit dem Erlöschen des Reizes aufhört, sondern noch in der Pflanze nachwirkt, so wie etwa ein augenblicklicher Lichtreiz in unserm Auge noch länger nachempfunden wird«. . . . . »Der tatsächliche Verlauf der geotropischen Richtungsbewegung besteht keineswegs, wie Fig. 220 zeigt, in einer einfachen, sofort bleibenden Krümmung«. . . . . »Dicht hinter den Keimblättern beginnt die Krümmung und schreitet danach basalwärts vor, bis sie an dem ausgewachsenen, untersten Teil des Stengels angekommen ist. Teils durch dieses Fortschreiten

3. Aufnahme von Nährzellen.

Ehe wir uns den Reifeteilungen zuwenden, müssen wir noch einen wichtigen vegetativen Prozeß der wachsenden Oocyte besprechen: die Aufnahme kleinerer Nahrungszellen.

Bei allen von mir beobachteten Stadien der am Ende ihrer Wachstumsperiode stehenden Oocyten wurde die Aufnahme kleinerer Zellen konstatiert. So zu Beginn der Chromidienausstoßung (Fig. 47), so bei dem darauffolgenden Chromatinwachstum (Fig. 50); ja sogar noch bei der zweiten Zerstäubung des Chromatins kurz vor der Ausbildung der Richtungsspindelchromosome trifft man frisch aufgenommene Zellen an (Fig. 53). Die Nahrungszellen schienen mir meist Oogonien zu sein. Die Freßlust der reifenden Eizellen wird auch durch die Reifungsprozesse selbst nicht eingeschränkt. So zeigt Textfig. 1, daß sogar bei ausgebildeter erster

Textfig. 1.



Aufnahme von Nährzellen während der Reifeteilungen Vergr. 1080. Ocular 8. 1/3 verkleinert.

---

der Krümmung nach hinten, teils aber durch Nachwirkung in den Gipfelteilen erfolgt dort ein Überbiegen nach rückwärts über die Vertikale hinaus (Fig. 220, Nr. 7). Die Folge dieser Überbiegung ist dann dort eine im entgegengesetzten Sinne erfolgende geotropische Krümmung. So biegt sich der Stengel unter dem Einfluß der Reizwirkung hin und her, bis er schließlich auf seiner ganzen wachsenden Strecke gerade aufgerichtet und der einseitigen Reizung entzogen ist.

2. Das zweite Beispiel sei entnommen: Dieudonné (1909) S. 26: Immunität, Schutzimpfung und Serumtherapie. »Der Defekt (bei Besetzung der Receptoren = spec. Seitenketten durch die haptophore Gruppe des Toxins) löst Regenerationserscheinungen aus, derart, daß die durch die Besetzung ihrer natürlichen Funktion entzogenen Receptoren neu gebildet werden. Einem von Weigert begründeten biologischen Gesetze folgend, bleibt die Neubildung nicht auf den Ersatz des Defektes beschränkt, sondern es erfolgt eine Überregeneration. Diese Überregeneration, die durch fortgesetzte Toxinzufuhr in vorsichtig steigenden Dosen gesteigert werden kann, hat zur Folge, daß die überproducierten Receptoren von der Zelle abgestoßen werden und in die Blutflüssigkeit gelangen. Diese frei im Blut zirkulierenden Receptoren sind die Antitoxine . . . .« (Siehe auch Dieudonné S. 30.)

Richtungsspindel noch junge Eier gefressen werden. Wir kommen hierauf nochmals zurück, weil man derartige chromatische Residua gefressener Zellen sehr leicht mit dem eingedrungenen Spermakern verwechseln kann, weshalb der Unterschied zwischen beiden später vermerkt werden soll.

Im Anschluß hieran ist aber auch zu besprechen die Annahme Popoffs (08), daß die Eizellen gegen Ende ihrer Wachstumsperiode sich in tiefer Depression befinden infolge der zahlreichen vom Kern ausgestoßenen Chromidien, durch deren Resorption die Eizelle derartig erschöpft sein soll, daß sie die weiterhin zugeführte Nahrung nicht mehr assimilieren kann, sondern als Dotter aufspeichern muß. Bei den reifenden Oocyten der Syconen ist jedoch eine derartige Depression nicht festzustellen. Gerade bei ihnen sollte diese aber nach der Annahme Popoffs ganz besonders ausgeprägt sein, da wir hier nicht nur eine Chromatinverminderung (Fig. 47 und 48), sondern deren zwei haben (Fig. 53—55). Wenn auch nur bei der ersten Zerstäubung zahlreiche Chromidien gebildet werden, während bei der zweiten (Fig. 54—55) die Chromatolyse innerhalb des Kerns selbst erfolgt, so muß doch das Eiplasma zweimal hintereinander ganz enorme Mengen von Chromatin bzw. dessen Zerfallsprodukten assimilieren. Hierdurch wird aber die Resorptionsfähigkeit des Plasmas keineswegs erschöpft, vielmehr kommt es gerade während dieser Stadien sehr oft zur Aufnahme kleiner in der Nähe liegender Zellen (Fig. 53). Desgleichen stammen die Chromidialbrocken der Fig. 54 und teils auch der Fig. 55 von Kernen gefressener Zellen ab. Daß auch bei ausgebildeter erster Richtungsspindel noch Zellen gefressen werden, erwähnten wir bereits (Textfig. 1). Deshalb kann ich die Annahme Popoffs (08): daß gegen Ende der Wachstumsperiode die Eizelle in Depression gerät, für die Oocyten der Syconen nicht bestätigen, wenn sie mir auch für die von Popoff angeführten Objekte zutreffend erscheint. Im Gegenteil beobachten wir trotz der völligen Resorption der Chromidien eine eher gesteigerte als geschwächte Freßlust (Fig. 53 und 54), der auch durch die Ausbildung der ersten Richtungsspindel keine Schranken gesetzt werden.

Man könnte nun einwenden, daß die Aufnahme von Nahrungszellen von seiten der Oocyten ein rein mechanischer, durch die Depression hervorgerufener Vorgang sei. Wie nämlich nach Beobachtungen von Popoff bei Protozoen im Depressionszustand die Körperoberfläche klebrig wird, (ein Umstand der bei der Konjugation eine Rolle spielt), so könnte man auch bei Eizellen die Nahrungsaufnahme

auf die infolge der Depression der Eizelle eventuell eintretende klebrige Beschaffenheit der Eioberfläche zurückführen. Auch diese Annahme trifft für die Syconenoocyten nicht zu, denn bereits auf Stadien der Fig. 47, wo die Chromidienbildung eben im Gang ist, wo also noch kein Grund zur Depression vorliegt, werden Zellen gefressen. Die Nahrungsaufnahme ist also nicht auf die durch den eventuellen Depressionszustand bedingte Oberflächenbeschaffenheit der Eier zurückzuführen.

Sicher ist allerdings, daß die Nahrungsaufnahme völlig unabhängig vom Tätigkeits- oder Ruhezustand des Oocytenkerns ist, denn sowohl in Stadien der höchsten Kernaktivität (Fig. 47) und beim folgenden Chromatinwachstum (Fig. 50), wie auch bei der zweiten Zerstäubung des Chromatins (Fig. 53 und 54), als auch während der Richtungsteilungen werden Nahrungszellen aufgenommen. Es handelt sich also dabei um einen Vorgang, der unbeeinflußt vom Kern, vom Plasma allein ausgeführt wird. Und zwar möchte ich nicht eine Art »Ankleben« der Nahrungszelle annehmen, ich konnte auf diesen Stadien auch nicht wie Görich (03) feststellen, daß die Nahrungsaufnahme von Pseudopodienbewegungen von seiten der fressenden Oocyte begleitet ist, sondern ich möchte auf Grund meiner Befunde annehmen, daß es sich um eine chemotaktische Einwirkung der fressenden Eizelle auf die kleinere Nahrungszelle handelt. Infolge dieses Einflusses ballen sich die gelegentlich in den jungen Eizellen befindlichen Chromatinbrocken und Granula (siehe Oogonien Fig. 17, 19, 21, 24, 26, 28, 31, 35, 36, 39—43) zu einem einheitlichen Chromidium zusammen, das auch Görich (03) gesehen hat. Diese Verklumpung ist das erste Anzeichen der Degeneration der Nährzelle. Sie wurde auch von Reichenow (08) bei degenerierenden Darmepithelzellen festgestellt. Die dort beobachtete Abschnürung ganzer Kernteile findet sich aber bei Syconen nicht. Es ist aber nicht unwahrscheinlich, daß das kompakte Chromidium teilweise auch auf direkt aus dem Kern ausgestoßenes Chromatin zurückzuführen ist, wie dies Reichenow schildert, wiewohl bei unserm Objekt dieser Austritt nicht zur Beobachtung gelangte.

Für alle Nahrungszellen ist dieses kompakte Chromidium charakteristisch (Fig. 50, 53 und 109—116). Es ist meist rein kugelig (Fig. 109, 110, 112, 114—116), oft auch zweiteilig (Fig. 53 und 113) oder zeigt sich aus mehreren Chromatinbrocken zusammengesetzt (Fig. 111). Da es nach seiner Aufnahme, innerhalb der Freßzelle, fast immer von einer scharf begrenzten Vacuole, die sich aus dem

später zu besprechenden »Schlund« der Oocyte herleitet, umgeben ist, kann man es leicht, besonders bei der Zweiteiligkeit des Chromidiums, für einen Kern und speziell für den eingedrungenen Spermakern halten (Textfig. 1).

Wenden wir uns jetzt zur eigentlichen Aufnahme der Nahrungszelle von seiten der ausgewachsenen Oocyte, so finde ich, wie erwähnt, im Gegensatz zu Görich (03), daß die fressende Oocyte in diesen Stadien keine »Freßpseudopodien« ausbildet. Es gibt zwar Fälle, wo zwischen den zahlreich ausgebildeten, der Verankerung dienenden Pseudopodien — wie dies später noch besprochen wird — auch einmal eine junge Eizelle liegt (Fig. 119), und es ist nicht gerade unwahrscheinlich, daß nicht eine derartige Zelle auch von den Pseudopodien umflossen und aufgenommen werden könnte; bei den völlig oder nahezu ausgewachsenen Oocyten der uns hier vorliegenden Syconen ist diese Art der Nahrungsaufnahme jedoch nicht die Regel. Ich fand die Nahrungsaufnahme mittels Pseudopodien dagegen bei einer andern *Sycon*-Species *Sycandra setosa*, und zwar bei Eizellen, der späten Wachstumsperiode angehörig (Fig. 44 und 45). Dort sieht man sehr schön, wie die jungen Oocyten die Nahrungszellen umfließen. (Nur durch die Konservierung ist die gefressene Zelle etwas aus der Umklammerung der Oocyte gelöst.) Die zahlreichen plumpen Chromidien dieser Zellen weisen auf die Kerne zahlreicher gefressener Zellen hin.

Bei den fast oder vollständig ausgewachsenen Oocyten unsrer *Sycon*-Species gelangte jedoch diese Art der Nahrungsaufnahme nicht zur Beobachtung. Es bildet sich vielmehr an der Stelle, an der die Nahrungszelle aufgenommen werden soll, eine homogene Zone im Plasma, eine Art »Schlund«, dessen Inneres im Gegensatz zum Eiplasma vollkommen homogen erscheint und dessen Begrenzung sich bei Eisenhämatoxylinfärbung intensiv schwärzt und ebenso mit Chromatinfarbstoffen sich stark tingiert. Ob sich diese — jedenfalls mit Verdauungsfermenten gefüllte »Nahrungsvacuole« bereits bildet, wenn die Nährzelle noch gar nicht in direkte Berührung mit der Oocyte gekommen ist, wie dies Fig. 109 wahrscheinlich macht, ob es sich also um eine chemische Reizwirkung par distance handelt, oder ob die sehr oft beobachtete Entfernung zwischen Freß- und Nahrungszelle (Fig. 109) nur auf die Wirkung der Fixierungsflüssigkeit zurückzuführen ist, wie auch z. B. in Fig. 44 und 45, weiß ich nicht.

Sicherlich wird dieser »Schlund« der Freßzelle von der Oocyte selbst gebildet. Man könnte ja annehmen, daß er einfach der Ein-

druck der aufgenommenen und bei der Fixierung wieder herausgeglittenen, also schon halb gefressenen Zelle wäre (wie auch in Fig. 44 und 45). Dagegen sprechen aber die Bilder 110—112, indem dort einerseits der »Schlund« bedeutend kleiner ist als die Nahrungszelle, und indem man andrerseits den allmählichen Übertritt des Chromidiums sehen kann (Fig. 111, 112, 113, 114), das von der Oocyte aufgenommen werden kann, ohne daß die eigentliche Nahrungszelle gefressen wird. Ja Fig. 114 macht es sogar wahrscheinlich, daß das Chromidium allein gefressen wird, daß aber die Nahrungszelle sich befreien und weiterwandern kann. In Fig. 114 ist das Chromidium in die Eizelle aufgenommen und steht mit der Außenwelt noch durch einen dünnen färbbaren Strang in Verbindung; die chromidienlose Zelle liegt in einiger Entfernung von dem geschlossenen »Schlund« der Oocyte, mit ihren Ausläufern noch auf den zurückgelegten Weg hinweisend. In den meisten Fällen kommt es jedoch zur Aufnahme der ganzen Zelle (Fig. 47, 50, 53, 116), wobei die Kernmembran allmählich undeutlicher wird und schließlich ganz verschwindet (Fig. 53). Endlich sind dann nur noch große kugelige Chromatinbrocken als Reste der Kerne der Nahrungszellen nachzuweisen (Fig. 50 und 54). Wie erwähnt, erfährt diese Art von Chromidien, die sich von den aus dem eigenen Kern ausgestoßenen Chromidien durch ihre Größe unterscheiden, die gleiche Degeneration. Wie diese zerbröckeln sie und sind dann schließlich nicht mehr nachzuweisen. Vielleicht sind die schwach färbbaren Granula des Plasmas, die besonders bei den Strahlungserscheinungen um den Kern an der Peripherie der Zelle auftreten, zum Teil wenigstens, auf degenerierte und vom Plasma resorbierte Chromidien zurückzuführen. Diese plasmatischen Granula bilden die einzigen spärlichen — wenn man so sagen darf — Dotterkörnchen des Syconeneies.

Schließlich möchte ich noch betonen, daß wir demnach zwei Arten von Chromidien auseinanderhalten müssen.

1. Chromidien, die aus dem Oocytenkern ausgestoßen werden und infolge der plasmatischen Strahlung von ihrer anfänglichen Lage an der Kernmembran ganz peripherwärts verlagert werden.
2. Chromidien, die sich von dem degenerierten Chromatin (Kern + Chromidium) gefressener Zellen ableiten lassen. Diese sind meist groß und kugelig und liegen von Anfang an ganz peripher, z. B. Fig. 50, 54 (oben und unten).

Das Schicksal beider Arten von Chromidien ist das gleiche und wurde oben besprochen.

Wie bereits erwähnt, findet die Aufnahme von Nährzellen von der ersten Chromatinzerstäubung, ja bei *Sycandra setosa* schon während der Wachstumsperiode bis während der Richtungskörperbildung statt. Der Umstand, daß auch die Reifungsteilungen der Freßlust kein Ende setzen, erscheint mir auch in der Hinsicht bedeutungsvoll, als im Gegensatze hierzu nach R. Hertwig (05) manches dafür spricht: »daß die Eireife durch einen Hungerzustand des Eies hervorgerufen wird, eine Auffassung, zu welcher auch Lebrun, ganz unabhängig von mir, bei seinen Amphibienuntersuchungen gelangt ist. Einmal sprach dafür die oben auseinandergesetzte Erfahrung, daß die Reifeteilungen der Infusorien Hungerteilungen sind. Eine weitere Stütze bot sich meiner Vermutung in dem Umstand, daß die Eireife durch die Auflösung des Keimbläschens eingeleitet wird. Kernauflösungen in großem Maßstabe kommen aber, wie mir meine Untersuchungen an Protozoen, besonders Heliozoen und Radiolarien gelehrt haben, ganz besonders häufig im Gefolge von Hungerzuständen vor. Einen dritten Hinweis lieferte mir die Reifung der *Asteracanthion*-Eier. Diese tritt ein, wenn man die Eier aus dem Ovar entleert und somit ihrer Nährquelle beraubt.«

Ich glaube, daß sich die Befunde bei *Sycon* mit dieser Anschauung nicht vereinigen lassen. Denn unsre Eizelle befindet sich augenscheinlich keineswegs in einem Hungerzustand bei Auflösung der Kernmembran und Ausbildung der ersten Reifespindel. Wenn wir auch annehmen können, daß der Kern während der Reifeteilungen der Ernährung des Eies nicht mehr vorstehen kann, so sehen wir doch, daß diese insofern unabhängig von der Tätigkeit oder Ruhe des Kerns vor sich gehen kann, als kurz vor und während der Ausbildung der ersten Richtungsspindel noch Nährzellen aufgenommen und assimiliert werden (Fig. 53 und 54 und Textfig.). Deshalb scheinen in unserm Falle die Auflösung der Kernmembran und die darauf folgenden Reifeteilungen nicht durch einen Hungerzustand des Eies hervorgerufen zu sein. Es ist mir wahrscheinlich, daß sie durch innere, im Chromatin zu suchende Vorgänge ausgelöst werden, die sich z. B. schon in dem Abschmelzen der minderwertigen Stoffwechselchromatine (Fig. 53—55) kurz vor der Reifeteilung offenbaren.

Im Anschluß an diese Nahrungsaufnahme sei noch erwähnt, daß das gefressene Chromidium der Nahrungszelle leicht zu Mißdeutungen Anlaß geben kann. So sieht man z. B. in der Textfig. 1, im Stadium

der ausgebildeten ersten Richtungsspindel, in der Zelle (unten) einen »Kern«, den man für den eingedrungenen Spermakern halten könnte. Die auf diesem Stadium außen anliegende Zelle hat ja noch ihren Kern. Besonders ist dieser Irrtum, dem ich anfangs verfallen war, dann leicht möglich, wenn, wie ich das meist angetroffen habe, außerhalb der Oocyte die kleinere Nahrungszelle bereits verschwunden ist, sei es, daß sie spurlos resorbiert oder daß sie weitergewandert ist. Um diesen »Pseudospermakern«, der, wie aus unsrer Schilderung zu ersehen ist, nur das gefressene und von dem »Zellschlund« alias »Nahrungsvacuole« umgebene Chromidium darstellt, findet sich sehr oft das Plasma strahlig angeordnet, wohl meist eine Schrumpfungserscheinung, durch die Ansammlung der das Chromidium verdauenden fermentativen Flüssigkeiten bedingt. Daß es sich hier also keineswegs um den eingedrungenen Spermakern handeln kann, geht, abgesehen von unsrer Schilderung, auch aus der Betrachtung des eingedrungenen Spermas hervor, Fig. 67 und 74. Zu betonen ist hierbei, daß der Spermakern weder bei seinem Eindringen in das Ei noch auf späteren Stadien eine Strahlung ausgebildet hat. Wenn daher Maas (99) den Spermakern von einer »sehr intensiven, radiären Strahlung« umgeben sein läßt, so ist es mir nicht unwahrscheinlich, daß ihm vielleicht Stadien dieses »Pseudospermakerns« vorgelegen haben, und daß er vielleicht durch dieselben Bilder getäuscht wurde wie auch ich. Sehr leicht ist dieser Irrtum dann möglich, wenn das Chromidium zweiteilig ist (siehe auch Fig. 53 und 113), so daß es einen Nucleolus mit Chromatinbrocken vortäuschen kann, den man auch mit Maas »aus einer einzigen dichten Chromatinmasse von Bohnenform und einem dahinterliegenden stark lichtbrechenden Körper« bestehend ansehen kann.

4. Pseudopodien.

Die Nahrungsaufnahme zu Beginn und während der Wachstumsperiode kann — wie erwähnt — vermittels Pseudopodien stattfinden (Fig. 44 und 45), und ich vermute, daß Görich (03) bei seiner Schilderung diese Stadien vorgelegen haben.

Diese »Freßpseudopodien« (Fig. 44 und 45, Taf. XI) sind fingerförmig, kurz und dick, gleichen somit vollkommen den schon bekannten »Kriechpseudopodien«, wie sie z. B. von Oogonien in Fig. 20, 42, Taf. XI; Fig. 102, 103, 108, Taf. XV, von Oocyten in Fig. 47, 49, Taf. XII dargestellt sind.

Die Kenntnis dieser Art Pseudopodien reicht weit zurück. Schon KÖLLIKER (64) beobachtete mehrfache Ausläufer an Eiern und vermutete, daß sie mit Bewegungserscheinungen zusammenhingen. Auch HÄCKEL (72) beschreibt ausführlich die Bildung von Pseudopodien und erwähnt bereits die bei ihnen besonders deutlich hervortretende Differenzierung des Plasmas in eine exo- und endoplasmatische Zone. »Bisweilen erscheint das körnchenfreie Exoplasma als ein breiter hyaliner Saum um die Eizelle, besonders wenn diese letztere sich lebhaft bewegt und nach Amöbenart formwechselnde Fortsätze aussendet (Taf. I, Fig. 10, 11; Taf. XXX, Fig. 2A—2E). Die dünneren, fingerförmigen Fortsätze des amöboiden Zellenkörpers werden oft sogar allein durch das helle Exoplasma gebildet (Taf. I, Fig. 10; Taf. XXX, Fig. 2B und 2D); nur in die dickeren Fortsätze tritt auch die granulierte Substanz des Endoplasma hinein«. . . . »Die hyalinen Fortsätze des Exoplasmas, welche die Eizelle bei ihren amöbenartigen Bewegungen ausstreckt, sind meistens kurz, stumpf, unverästelt und wenig zahlreich (Taf. XXX, Fig. 2a). Am schönsten beobachtet man ihr Entstehen und Vergehen an isolierten Eizellen, welche gleich echten Amöben auf dem Objektträger umherkriechen. Die fingerförmigen Fortsätze treten bald nur an einer Stelle, bald an mehreren, bald an der ganzen Oberfläche hervor.« . . . »Andre Male erreichen die Fortsätze eine solche Entwicklung, daß die Eizelle »sternförmig« wird; die Ausläufer werden dann zahlreicher, länger und dünner und können sich selbst mehrfach verästeln (Taf. I, Fig. 10, 11). Sie nehmen den charakteristischen Habitus an, welcher die großen multipolaren Ganglienzellen mit verästelten Fortsätzen kennzeichnet, und gleichen diesen um so mehr, als auch der hyaline kugelige Kern sich durch bedeutende Größe und einen ansehnlichen Nucleolus auszeichnet und scharf von dem feinkörnigen Protoplasma abhebt«. So treffend man auch die Schilderung HÄCKELS (72) und besonders den Vergleich mit den Ausläufern multipolarer Ganglienzellen auf die uns jetzt beschäftigenden Pseudopodienbildungen anwenden kann, so ergibt sich doch aus dem Vergleich der Abbildungen HÄCKELS (Taf. I, Fig. 11—12; Taf. XXX, Fig. 2B—2E; Taf. IVXL, Fig. 3) mit den unsrigen (Fig. 117—119, Taf. XV) ein prinzipieller Unterschied. Bei HÄCKEL sind auch die zahlreichen, dünnen und mehrfach verästelten Ausläufer lappig und fingerförmig; sie enden breit und stumpf. Im Gegensatz hierzu sind die uns jetzt vorliegenden Pseudopodien als Filipodien von äußerster Zartheit zu bezeichnen, die zwar ihre Entstehung nehmen aus fingerförmigen und stumpf

endenden Lophopodien, im Verlauf ihrer Ausbildung aber eine äußerst feinfaserige Form annehmen können, die entweder an ihrem Ende in eine feine Spitze ausläuft oder sich in sehr viele Spitzen ausfasert. Diese Art von Pseudopodien möchte ich ihrer wahrschein- Funktion nach als »Ankerpseudopodien« bezeichnen. Sie findet sich meist gegen Ende der Wachstumsperiode (Fig. 117—119), wenn das Kriechvermögen herabgesetzt ist und die Eizelle gezwungen ist,

1. sich innerhalb des teilweise äußerst lockeren und zarten Mesodermgewebes zu verankern, da sie das Geißelepithel nicht mehr erreichte;
2. ihre Oberfläche bedeutend zu vergrößern, da durch die Entfernung von dem Nahrung vermittelnden Geißelepithel auch die Ernährung erschwert wird und deshalb eine kompensierende Oberflächenvergrößerung, die eine leichte osmotische Ernährung ermöglicht, Platz greifen muß. Diese wird eingeleitet durch die flächenhafte Ausbreitung der Eizelle in einer Ebene und durch die Aussendung zahlreicher Pseudopodien.

Die äußerst verästelten zahlreichen Ankerpseudopodien entstehen aus wenigen kurzen Lophopodien (Fig. 117). Letztere legen sich als kurze breite Stummel an (Fig. 117, Nr. 1). Diese strecken sich in die Länge (Fig. 117, Nr. 2) und fasern sich dann an ihren Enden aus (Fig. 117, Nr. 3 und 4). In diesem Fall fällt der Beginn der Pseudopodienbildung mit der ersten Zerstäubung und der Chromidienbildung zusammen. Die bereits in Fig. 117 eingeleitete flächenhafte Ausdehnung hat in Fig. 118 ihren Höhepunkt erreicht. Die normalerweise $30 \times 50\ \mu$ große kugelige Eizelle hat sich bis zu der enormen Größe von $50 \times 120\ \mu$ (Pseudopodien mitgerechnet) ausgedehnt. Dabei ist ihre Dicke, die man an der Anzahl ihrer Schnitte genau bestimmen kann, nur 20—25 μ, denn sie ist nur auf vier Schnitten von 5 μ Dicke getroffen. Schon Fig. 118, die nur den Schnitt mit den Hauptpseudopodien wiedergibt, läßt die Oberflächenvergrößerung deutlich erkennen. Die Eizelle liegt nicht unmittelbar am Geißelepithel, sondern ist mit ihrer Hauptebene parallel zu dem über ihr liegenden Geißelepithel eingestellt und breitet sich flächenförmig in dem ihr zur Verfügung stehenden mesodermalen Gewebe aus, wie ein Flüssigkeitstropfen auf einer Unterlage. Das Ei hat in alle Verästelungen des Mesoderms seine zahlreichen Filipodien ausgesandt, so daß diese meist nur von einem dünnen Saum mesodermalen Gewebes umzogen sind. Dort, wo die Pseudopodien auf eine Zelle

treffen, verankern sie sich mit breiter Basis (Fig. 118 rechts), dort, wo sie frei im zarten Mesodermgewebe enden, fasern sie sich auf, um eine möglichst breite Angriffsfläche bei der Verankerung zu haben, an der sie die Eizelle im Mesodermgewebe befestigen und aufhängen können. Manchmal können die Pseudopodien auch untereinander anastomosieren (Fig. 118 rechts).

Die dünnen Lagen der peripheren Pseudopodienabschnitte lassen deutlich eine feine Wabenstruktur erkennen; dabei sind sie ziemlich körnchenfrei und erscheinen deshalb heller als der Protoplasmakörper des Eis. In Pseudopodien, die mit breiter Basis an Zellen endigen, sieht man öfters Granula, ähnlich denen der umsponnenen Zellen, so daß der Gedanke, daß die Pseudopodien vielleicht auch direkt zur Nahrungsaufnahme dienen können, nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen ist. Immerhin ist jedoch sehr leicht die Möglichkeit gegeben, daß die Granula beim Vorfließen des Pseudopods aus dem Eikörper in den Fortsatz gelangt sind.

Kurz vor den Reifeteilungen rundet sich aber die Eizelle wieder ab. Hierbei werden die Filipodien noch zarter und dünner. So ist das Stadium der Fig. 119 schon bedeutend kleiner als das der Fig. 118, wiewohl es immerhin noch etwa $^1/_4$ größer ist als ein normales Ei. Die Filipodien entspringen jetzt nicht mehr mit breiter Basis, wie in Fig. 118, sondern besitzen eine schmale Ursprungsstelle, so daß dadurch die kugelige Form der Eizelle kaum verändert wird und das Ei bei schwächerer Vergrößerung, bei der die licht gefärbten Pseudopodien verschwinden, normal kugelig erscheint. Auch der in Fig. 119 wiedergegebene Schnitt enthält fast alle Pseudopodien, die sich also, genau wie in Fig. 118, nur in einer Ebene erstrecken.

Mit fortschreitender Chromatinkonzentration kurz vor der Ausbildung der Richtungsspindel werden immer mehr Pseudopodien eingezogen, so daß das Ei während der Reifung und Befruchtung sein normales kugeliges Aussehen wiedergewonnen hat. Die Filipodien sind unnötig geworden und würden bei der Teilung des Eis sogar hinderlich sein. Sie werden also völlig zurückgebildet.

Bei weitem die meisten ausgewachsenen Eizellen sind jedoch kugelig, in sehr vielen Fällen auch ellipsoid. Die Kugelgestalt weist auf den flüssigen Aggregatzustand des Plasmas hin, das entsprechend der geringsten Oberflächenspannung immer Kugelform anzunehmen sucht. Die Modifikation der Kugel zum Ellipsoid erklärt sich aus der Lage der Eizelle zwischen Geißel- und Kanalepithel, die einen gelinden Druck auf das Ei ausüben. Es kommt aber auch vor, daß

dort, wo diese Zwangslage nicht vorhanden ist, die Eizelle sich dem Geißelepithel dicht anschmiegt, wie ein Flüssigkeitstropfen seiner Unterlage.

B. Reifungsteilungen.

a) Wanderung der ersten Richtungsspindel.

Zu Beginn ihrer Ausbildung ist die erste Richtungsspindel in die Längsachse des Eies eingestellt. Meist liegt sie im Ei etwas excentrisch (Fig. 56). Diese Lage wird dadurch bedingt, daß das Keimbläschen kurz vor Ausbildung der Reifungschromosome infolge der beschriebenen osmotischen Schwankungen an die Peripherie des Eies wandert (Fig. 53—55), wo dann auch die erste Richtungsspindel ausgebildet wird.

Schon in diesem Stadium fand ich, wie auch auf späteren Stadien, fast regelmäßig an dem einen Pol ein einfaches Centrosom, an dem andern dagegen ein Diplosom (Fig. 56, 58, 59).

Von dieser mittleren Lage wandert nun die erste Richtungsspindel an den einen spitzen Pol des Eies; hierbei erfährt sie eine Drehung um 90°. Fig. 57 zeigt den Beginn dieser Wanderung: die Spindel hat sich schräg zur Längsachse des Eies eingestellt. In Fig. 58, ein Stadium, das den Beginn der Metakinese zeigt, ist diese Schrägstellung noch deutlicher sichtbar, um dann schließlich in Fig. 59 — in der, wie in den folgenden Figuren, nur genau die Hälfte des Eies gezeichnet ist — in die ausgesprochene Querlage überzugehen, wobei die Spindel ganz polwärts verlagert wird. Ist die Spindel an dem spitzen Eipol angelangt, so sind bereits die Tochterplatten beträchtlich auseinandergerückt.

Bei ihrer Verlagerung an den spitzen Eipol liegt die Spindel wie ein Fremdkörper in der Eizelle, scheinbar ohne jeden organischen Zusammenhang mit der Eizelle. Im Eiplasma finden sich auch nicht die geringsten Andeutungen von Strahlungen, die man als einen morphologischen Ausdruck von Strömungen, die bei der Verlagerung der Spindel tätig wären, auffassen könnte.

Die Protoplasmakörnchen, die bei den durch das Wachstum des Kerns hervorgerufenen Strahlungs- und Strömungserscheinungen peripher verlagert wurden, sind scheinbar gleichmäßig im Plasma verteilt, so daß es den Anschein hat, als ob wirklich keinerlei Plasmaströmungen vorhanden wären, die die Spindelverlagerungen bedingten. Nur unmittelbar um die Spindel herum ist das Plasma körnchenfrei,

so daß die Spindel in einen hellen, scheinbar homogenen Plasmahof zu liegen kommt.

Können wir nun nicht einmal die Wirkung der die Verlagerung bedingenden Kräfte (an der Hand von Strahlungserscheinungen) feststellen, wie sollen wir dann einen Schluß ziehen können auf den Ursprung und die Lokalisation dieser Kraft.

b) Achromatische Bestandteile der Reifungsspindel.

In bezug auf die Gestalt der Spindel ist zu bemerken, daß sie eine ganz typische Zuckerhut- bzw. Zeppelinform besitzt, die wohl am besten in der Fig. 56 zum Ausdruck kommt. Immer fand ich die Spindelstrahlen gebogen. Von der Äquatorialplatte kommend, gehen die Spindelstrahlen annähernd $^2/_3$ ihrer Länge einander parallel, im letzten Drittel dagegen laufen sie in scharf geschwungenen Bogen auf das Centrosom zu. Ein typisch gerader Verlauf der Spindelfasern gelangte während der Richtungsteilungen niemals zur Beobachtung.

Auffallend ist der Mangel einer Sphärenstrahlung, die man in Anbetracht der deutlich ausgeprägten Spindelfasern und der vorhandenen Centrosome erwarten sollte. Vielleicht ist dieser Mangel so zu erklären, daß die osmotische Kraft des Centro- bzw. Diplosoms nicht ausreicht, den Waben des polständigen, mit zahlreichen Granula angefüllten Plasmas Enchylem zu entziehen. Da nach Auflösung der Kernmembran der ausgetretene Kernsaft jedenfalls in die Waben des Eiprotoplasmas hineindiffundiert, so wird die Partie des Eies, wo früher der Kern lag und wo sich jetzt die Chromosome befinden, sehr stark enchylemhaltige Waben besitzen und frei sein von geformten Substanzen, die wie an den Polen der Diffusion hinderlich sein könnten. Man könnte nun annehmen, daß die osmotische Spannung des Centro- bzw. Diplosoms sich in der Gegend des geringsten Widerstandes — dort, wo sich die enchylemreichen Waben befinden (wo auch die Chromosome liegen), — auszugleichen sucht. So würde sich vielleicht die deutliche Ausbildung der in Mantelfasern und Centralspindel zerfallenden achromatischen Teilungsfigur — die man mit Bütschli und Rhumbler für den morphologischen Ausdruck gestreckter Wabenreihen ansehen könnte — und gleichzeitig der fast gänzliche Mangel einer Sphärenstrahlung erklären lassen.

Es ist ferner völlig rätselhaft geblieben, wodurch die Verlagerung der Spindel, die ja bei der inäqualen Teilung in eine Ei-

zelle und einen Richtungskörper zweckmäßig ist, bewirkt wird. Ich habe zwar den Eindruck bekommen (z. B. aus Fig. 58), daß bei dieser Wanderung das Diplosom vorangeht; da sich aber meist fast gar keine Sphärenstrahlung oder doch nur einige vereinzelte kurze Sphärenstrahlen finden lassen, so kann diese einseitige Wanderung nicht auf der osmotischen Differenz zwischen Centrosom und Diplosom, die man vielleicht in Anbetracht der morphologischen Verschiedenheiten der Attraktionscentren erwarten könnte, beruhen.

Ebenso konnte durch die Beobachtung nicht sichergestellt werden, ob der Spindelpol mit dem ungeteilten Centrosom die Lage des ersten Richtungskörpers andeutet, wie man dies vermuten könnte. Die Komponenten des Diplosoms würden dann nach Ausstoßung des ersten Richtungskörpers auseinanderrücken und die Pole der zweiten Richtungsspindel einnehmen.

Es sei jedoch nicht verschwiegen, daß man auf Grund unsrer Beobachtungen auch mit Fischer (00) annehmen könnte, daß der an den Spindelpolen liegende und als Centro- bzw. Diplosom bezeichnete Körper nichts andres wäre als »ein morphologisch wohl umschriebenes Gebilde, das zum Centrum strahliger Gruppierung wird, keineswegs allein und ausschließlich durch ferne wirkende Anziehungskräfte oder durch besondere Imbibitionseigenschaften dazu befähigt . . ., sondern daß schon sein Dasein überhaupt genügt«. Für diese Ansicht sprechen folgende Tatsachen.

1. Außer den oben bezeichneten Centro- bzw. Diplosomen kommen im Eiplasma noch zahlreiche andre Körnchen, die sich wohl meist von zerfallenen Chromidien herleiten, vor. Diese Körnchen sind in bezug auf ihr Tinktionsvermögen sowie auf ihre Größe mit den Polkörperchen zu vergleichen.
2. Das in ungefähr zehn Fällen sichergestellte Diplosom hätte nicht die Bedeutung eines »geteilten Centrosoms«, sondern bestünde nur aus zwei zufällig nebeneinanderliegenden Körnchen, die als »Strahlenwecker« gedient hätten.
3. Manchmal fand man nur an einem Pol ein Körnchen, der andre war körnchenfrei (Fig. 84). Furchungsspindel.
4. In einigen Fällen waren überhaupt keine »Centrosome« zu finden; die Spindel hatte vielmehr im großen und ganzen eine Art Tonnenform, wie sie vom *Ascaris*-Ei (Boveri) und vom *Cyclops*-Ei (Häcker) oder von Pflanzenzellen her bekannt ist Textfig. 1).

Da bei Auflösung des Kerns eine Mischung der im Kern und Plasma gelösten Stoffe stattfindet und bei dieser Mischung unlösliche Verbindungen zwischen Plasma und Kernstoffen entstehen können, so ist nach Fischer die Möglichkeit gegeben, daß einerseits inaktive Zellgranula und anderseits die Chromosome »als Strahlenwecker wirken und zum Ansatz der Spindelfasern, der achromatischen Fäden werden«. Die Strahlen selbst wären nach Fischer »weder contractil noch sonst aktiv«, sondern nur aufzufassen »als eine polymorphe Erscheinungsform der Eiweißkörper des Protoplasmas im Zustande der Fällung«. — »Wenn ein besonderes Körperchen im Centrum der Strahlen liegt, so könnte es ja wirklich als Strahlenwecker gedient haben; es könnte aber auch erst sekundär in diese Stellung gelangt sein. Man bedenke z. B., daß der Kern noch geschlossen ist, daß aber von seinen Polen aus eine Selbststrahlung in das Cytoplasma sich ausbreitet und daß jetzt erst der Kern bipolar sich öffnet und ein Nucleolus oder ein andres färbbares Körnchen des Kerns an den Polen herausgedrängt wird. Es müßte jetzt als mehr oder weniger deutliches Centrum der so schon auf die Kernpole centrierten Strahlung erscheinen.«

Leider kann unser Objekt zur Klärung dieser hochinteressanten Fragen nicht herangezogen werden, da seine Elemente zu klein, die Eier zu körnerreich und die wichtigen Prophasen zu selten sind.

c) Zahlenverhältnisse der Chromatinelemente während der beiden Reifungs- sowie während der Oogonienteilungen.

In der Äquatorialplatte der ersten Richtungsspindel finden sich acht Tetraden, die in Fig. 56 a und 57 a bei stärkerer Vergrößerung dargestellt sind. Der Längsspalt ist fast immer deutlich, die quere Einschnürung nicht so klar zu sehen. In der ersten Reifungsteilung erfolgt die Trennung der Tetradenkomponenten der queren Einschnürung entlang (Fig. 58 a, Chromosom 3). Schon jetzt (Fig. 58 a) bemerkt man, wie die auseinanderweichenden Tochterchromosome gleichfalls Längs- und Querfurche aufweisen, also ebenfalls Tetraden darstellen. Auch auf den späteren Stadien der Fig. 60—62 tritt diese Tetradenform der Tochterchromosome mit ziemlicher Deutlichkeit hervor.

Beim Auseinanderrücken der Tochterplatten beobachtet man zeitweise eine Abnahme der Färbbarkeit der Chromosome (Fig. 59). Sie scheinen vorübergehend zu helleren Bläschen aufgequollen zu sein,

wie wir sie später bei der Furchungsteilung noch antreffen und als Karyomerenbildungen beschreiben werden (siehe Fig. 85 und 94; S. 215). Diese »Aktivierung« der Chromosome ist aber nur vorübergehender Natur oder ist vielleicht auch nicht allgemein. Denn in Fig. 60 und 61, die uns die beiden Tochterplatten vom Pole aus zeigen, sind die Tochterchromosome — schon wieder, oder noch — stark gefärbt, und einige lassen auch ihre Zusammensetzung aus vier Komponenten erkennen.

Charakteristisch ist die ringförmige Anordnung der Chromosome, die also während der Teilung die Spindelperipherie einnehmen, wobei dann eine echte Centralspindel mit freiem Centralfeld besteht.

Die Zahl der Tochterchromosome ist in jeder der beiden Tochterplatten auf ungefähr acht zu bestimmen. Deutlicher tritt dieses Zahlenverhältnis nach vollendeter Ausstoßung des ersten Richtungskörpers auf. Dort finden sich im ersten Richtungskörper die immer noch kreisförmig angeordneten tetradenförmigen Chromosome, während im Ei selbst (Fig. 62 a und b) acht tetradenförmige Chromosome zurückgeblieben sind.

Der erste Richtungskörper macht den Ansatz zu einer Teilung (Fig. 76 und 81, Taf. XIII), die aber meist unvollendet bleibt. Hierbei kann die Spindelachse senkrecht oder tangential zur Eioberfläche liegen.

Die Teilung der acht in der Eizelle zurückgebliebenen Tetraden konnte nicht beobachtet werden. Nur das Endstadium der zweiten Reifungsteilung gelangte mir zu Gesicht, und dieses zeigte acht im Ei zurückbleibende Chromatinelemente, während acht im zweiten Richtungskörper zu zählen sind (etwa drei in dem gezeichneten, etwa fünf in dem nächsten Schnitt [Fig. 63, Taf. XIII]).

Es ist mir wahrscheinlich, daß die zurückbleibenden acht Tetraden während der zweiten Reifeteilung in 16 Dyaden geteilt werden, so daß also jedes der schließlich im Ei verbleibenden acht Chromosome einer Dyade entspräche.

Bemerkenswert ist der Umstand, daß bereits in den Oogonien die Chromosome in reduzierter Zahl von acht Chromatinelementen auftreten. Diese Chromatinelemente besitzen Tetradenform. Während der Oogonienteilung verdoppeln sich die Tetraden. Je acht Tochtertetraden wandern in die beiden Tochterzellen. Bei beiden Oogonienteilungen finden sich die gleichen Zahlenverhältnisse.

Auch während der Oocytenentwicklung treten im Bukettstadium individualisierte Chromatinschleifen in reduzierter Zahl auf.

Ob die gleichen Chromosome, die schon während der Oogonienteilungen verschmolzen waren, auch im Bukettstadium und während der Reifeteilungen konjugieren, läßt sich nicht feststellen.

Jedenfalls gehen in die erste Reifespindel gleichfalls pseudoreduzierte Chromosomen ein. Da die erste Reifeteilung eine Querteilung der Tetrade ist, würde sie im Sinne WEISMANNS als Reduktionsteilung anzusprechen sein.

Unmittelbar nach der ersten Reifeteilung erfahren die getrennten Dyaden eine Querteilung, die wir als den Ausdruck der chromomeren Zusammensetzung des Chromosoms ansehen können, wie auch bei der Oogonientetrade.

In neuerer Zeit ist bei zahlreichen Objekten in Oogonien bzw. Spermatogonien die reduzierte Zahl von Chromosomen nachgewiesen worden, ganz kürzlich erst von MATSCHECK (09), (die Literatur ist bei HÄCKER [07] zusammengestellt).

Wer sich dafür interessiert, wie weit man mit der theoretischen Interpretation dieser Tatsachen kommen kann, lese bei MARCUS (06) nach.

Ich glaube nun bei meinem Objekt beobachtet zu haben, daß schon die Oogonienteilungen erbungleiche »Reduktionsteilungen« im Sinne WEISMANNS sind. Leider ist mein Objekt zu klein, um mit Bestimmtheit die Einstellung der Tetrade in die Äquatorialplatte verfolgen zu können. In einigen Fällen aber schien es mir so, als ob die etwas längliche Muttertetrade — die wir uns aus zwei länglichen parallel konjugierten Chromosomen, deren jedes aus zwei Chromomeren zusammengesetzt ist, entstanden denken können — mit ihrer Längsachse in die Spindelachse eingestellt würde. Nach der Verdoppelung der Tetrade zum viersäuligen Prisma erfolgt die Teilung gemäß dem Querspalte. Diese Teilung würde hintereinandergelegene Chromomere eines Chromosoms trennen, würde also eine Reduktionsteilung im Sinne WEISMANNS sein. Bei beiden Oogoniengenerationen kann — nach meinen Beobachtungen — diese Reduktionsteilung auftreten.

Sollten sich diese Beobachtungen an günstigeren Objekten sicherstellen lassen, so wäre die Annahme, den Zweck der Reifeteilungen in der Trennung der — während des Oocytenwachstums (synaptische Stadien) — konjugierten väterlichen und mütterlichen Chromosome zu sehen, ad absurdum geführt. Denn diese Trennung, alias »Reduktion«, ist nur dann denkbar, wenn sie einmal im Verlaufe einer Eigeneration auftritt.

Der Nachweis einer mehrmaligen »Konjugation« und »Reduktion« läßt die Interpretation dieser Chromatinmanöver als Konjugation bzw. Reduktion unmöglich erscheinen.

Leider ist mein Objekt zu klein und ungünstig, um diese wichtige Frage sicher zu entscheiden. Wenn ich trotzdem hier meiner Überzeugung Ausdruck gebe, so geschieht es deswegen, weil ich befürchte, daß zwei Momente der Klärung dieser Frage im Wege stehen; zum ersten die Kleinheit der betreffenden Stadien, zum zweiten das Vorurteil. Bekanntlich hat ja WEISMANN die bei den Reifeteilungen auftretenden Tetraden für die zweckmäßigste Art der Reduktion und Verteilung der Erbanlage gehalten, und zwar mit um so größerem Rechte, als nur die reifenden Geschlechtszellen tetradenartige Chromatinelemente aufweisen sollten. Aus unsern Befunden an Syconen geht aber hervor, daß die Tetrade keine typische Anordnung des Chromatins für die Geschlechtszellen während ihrer Reifeteilungen ist, sondern daß auch in Oogonien »Vierergruppen« vorkommen. Demnach könnte man annehmen, daß bereits in den Oogonien durch die — infolge der geschilderten Tetradenverteilung — erbungleiche Teilung ganze Erbkomplexe auf verschiedene Oogonien verteilt würden, wodurch eine Summation von Erbsubstanzen vermieden und gleichzeitig schon in den Oogonien neue Kombinationsmöglichkeiten geschaffen würden.

Ferner wurden in neuerer Zeit Tetraden auch in somatischen Zellen nachgewiesen (DELLA VALLE, P. 07 bei Amphibien, POPOFF (08) bei *Paludina*). Dieses Vorkommen der Tetraden ist ein weiterer Beweis dafür, daß den Reifeteilungen mit ihrem in Tetraden angeordneten Chromatin nicht die Bedeutung von Reduktions- und Äquationsteilungen (im Sinne WEISMANNS) zuzukommen braucht, daß sie also keineswegs zur Normierung der Erbsubstanzen dienen müssen. PAOLO DELLA VALLE und POPOFF haben aus dem Umstand, daß

1. bei künstlich mit Strychnin, Äther, CO_2 usw. geschädigten Eiern (HERTWIG [96], HÄCKER [00], SCHILLER [08]) Tetraden auftreten und daß
2. die von ihnen beschriebenen somatischen Zellen mit Tetradenchromosomen vielfach anormale Spindelbildungen und Unregelmäßigkeiten in der Metakinese zeigen,

geschlossen, daß das Auftreten von Tetraden in den Geschlechtszellen eine Folge der durch innere Ursachen bedingten Depression sei, die sich durch andauernde Funktion, Ernährungsstörungen in-

folge der Resorption zahlreicher Chromidien usw. herausgebildet haben soll.

Dieser Ansicht kann ich mich — in bezug auf die Geschlechtszellen — nicht anschließen. Denn einmal kann man die in lebhafter Vermehrung begriffenen, lebenskräftigen, durch keine Chromidialmassen behinderten Oogonien wegen der Anordnung ihres Chromatins in Tetradenform nicht als irgendwie geschädigte oder in abnormen Zuständen befindliche Zellen auffassen. Zum andern aber finden wir — bei Syconen — keine Anhaltspunkte dafür, die beweisen, daß sich die reifenden Eizellen in »tiefer Depression« befinden sollen. Sie besitzen im Gegenteil — wie oben ausgeführt — eine bedeutende Lebensenergie, die sich nicht nur durch die vollständige Resorption der aus dem eigenen Kern ausgestoßenen Chromidien offenbart, sondern sich weiterhin in der lebhaften Freßlust äußert, der erst durch die Befruchtung und Teilung ein Ende gemacht wird.

d) Die beiden Richtungskörper.

Die Zahl der im Ei bei der zweiten Reifungsteilung zurückbleibenden Chromosome kann man nach Fig. 63 mit ziemlicher Sicherheit auf acht bestimmen. Der zweite Richtungskörper selbst weist auf diesem Schnitt nur wenige Chromosome auf, auf dem nächsten, nicht gezeichneten Schnitt finden sich aber noch vier bis fünf. Bemerkenswert ist, daß die Abschnürung des zweiten Richtungskörpers in diesem Falle durch das Auftreten einer einseitig einschneidenden Furche eingeleitet wird, wie dies z. B. von v. Erlanger (97) für die erste Furchungsteilung des Nematodeneies angegeben wird. Es findet sich aber keine Strahlung noch sonst eine morphologische Struktur, die darauf hinweist, daß diese einseitige Furche bei der Ausstoßung des zweiten Richtungskörpers auf eine einseitige Plasmaströmung — wie beim Nematodenei — zurückzuführen ist. Schließlich schneidet die Furche allseitig um den zweiten Richtungskörper herum ein und es kommt zu seiner vollständigen Ablösung, wobei er sich sogar von der Eioberfläche um ein beträchtliches Stück entfernen kann (Fig. 64 und 65). Dabei werden die in Fig. 63 noch stark ausgebildeten parallelen Verbindungsfasern fächerförmig zusammengefaßt (Fig. 64), und die mittlere Verdickung der Verbindungsfasern, die wir bereits bei der ersten Richtungsteilung (Fig. 59) konstatieren konnten, wird zum Zwischenzellkörperchen (Fig. 64). Schließlich verschmelzen die Verbindungsfasern in ganzer Länge zu einem

scheinbar soliden Strang (Fig. 64 und 66), der den Richtungskörper infolge seiner Starrheit vom Ei abdrängt. Häufig findet man diese Verbindungsfaser dort, wo sie das Ei verläßt, spiral gebogen, was die Vermutung aufkommen läßt, daß der Richtungskörper »abgedreht« wird. In gleicher Weise könnte man auch die Zusammenfassung der parallelen Verbindungsfasern in ihrer Mitte — wobei die Enden fächerförmig erweitert bleiben — auf eine Drehung zurückführen. Wahrscheinlicher wird die Annahme einer Drehung noch durch Fig. 74, wo man direkt eine Verbindungsfaser von der rechten oberen Seite des Richtungskörperchromatins nach der linken unteren Seite des jungen weiblichen Vorkerns verlaufen sieht.

Die Fig. 63, 64, 65 könnte man als Beweis ansehen für die Behauptung Hertwigs (95), daß der Verbindungsstrang das teilende Organ des Kerns ist, eine Annahme, die auch neuerdings von Prandtl (06) bestätigt wurde (siehe Fig. 9, 17, 21, 33 bei Prandtl).

Hier erübrigt es noch, das Schicksal des zweiten Richtungskörpers zu verfolgen. Schon in Fig. 64, unmittelbar nach seiner Abschnürung, sehen wir sein Chromatin degenerieren. Es kommt zwar noch zur Bildung eines kleinen schwach färbbaren Kernchens (Fig. 65, 74, 79), in dem sich gelegentlich noch kleine Chromatinbröckchen nachweisen lassen. Schließlich verschwinden aber auch diese. Liegen die Richtungskörperchen dem Ei an, so können sie noch bis zur völligen Ausbildung der Vorkerne erhalten bleiben (Fig. 77 und 81), sind sie aber, wie in Fig. 65, vom Ei abgedrängt, so kommt es leicht zu ihrer vollständigen Degeneration, und man sieht dann nur noch die starre Verbindungsfaser, die mit ihrem gegabelten Ende über das Ei hinausragt (Fig. 66); der Richtungskörper selbst scheint verloren.

C. Befruchtung.

a) Vorkerne mit regelmäßig netzigem Kernreticulum.

1. Weiblicher Vorkern.

In Fig. 65 sind die Chromosome bereits zu einem kompakten Ballen verschmolzen, der aber entsprechend seiner Zusammensetzung noch eine globulitische Oberfläche zeigt. Um den Chromatinballen hat sich eine kleine, bereits durch eine schwach färbbare Membran gegen das Plasma abgegrenzte Kernvacuole gebildet, deren Entstehung das allerjüngste Stadium des weiblichen Vorkerns bezeichnet. Ob diese Vacuole nun — wie dies Boveri (88) angibt — von einer

Ansammlung von Zellsaft um die Chromosome herrührt oder ob sie ihre Entstehung aus den — durch eine Aufquellung der peripheren Chromosomenschicht gebildeten — Alveolen nimmt, wie dies Vejdovsky (07) beschreibt, muß bei dem Mangel an Übergangsstadien unentschieden bleiben. Immerhin ist bemerkenswert, daß die Bildung des weiblichen Vorkerns sich von der der Furchungskerne in mehreren Punkten unterscheidet. Bei den Furchungskernen quillt — wie wir noch sehen werden — jedes Chromosom zu einem wasserhellen Bläschen auf und bildet ein Karyomer. Dieser Vorgang beruht nach Häcker (04) auf einer zunehmenden Alveolisierung und Vacuolisierung der Chromosome; er führt beim *Sycon*-Ei während der Furchung zur Entstehung vieler heller, scheinbar völlig chromatinloser Karyomeren (Fig. 85, 86 und 94, Taf. XIV), durch deren sofort oder erst allmählich erfolgende Verschmelzung der Furchungskern entsteht. Im Gegensatz hierzu behalten bei der Ausbildung des weiblichen Vorkerns die zu einem gemeinsamen Ballen vereinigten Chromosome ihre starke Färbbarkeit bei und werden von einer gemeinsamen Vacuole umgeben. Es kann zwar, wie wir später sehen werden, auch hier zur Bildung von Karyomeren und Teilkernen kommen; doch ist diese Erscheinung hier bei den Vorkernen nicht regelmäßig, sondern hat nur eine untergeordnete Bedeutung (Fig. 79—83, Taf. XIII) und findet nur gelegentlich statt.

Durch Flüssigkeitsaufnahme aus dem umgebenden Plasma wächst nun unser junger Vorkern allmählich heran (Fig. 66). Dabei macht sich eine Sonderung innerhalb des Chromatinballens bemerkbar; eine Sonderung in einen Nucleolus und in den großen globulitischen Chromatinballen, der — wie wir später sehen werden — das Chromatin des ruhenden Kerngerüsts liefert. Wir haben also hier eine Bestätigung der bei *Nephelis* beobachteten Tatsache, daß der Nucleolus innerhalb des gemeinsamen Chromosomenballens gebildet wird. Dieser enge Zusammenschluß aller Chromosome bei der Bildung des Nucleolus macht es wahrscheinlich, daß sie alle an seinem Aufbau teilnehmen. Der Nucleolus ist dann vielleicht anzusehen als ein Speicher für die bei dem Wachstum und dem Stoffumsatz des Chromatins auftretenden Stoffwechselprodukte. — Bereits in Fig. 66 haben sich einige Brocken von der gemeinsamen Chromatinmasse abgelöst und in dem gering ausgebildeten achromatischen Kerngerüst verteilt. Ihren völligen Zerfall in ungefähr acht Brocken, die sich vielleicht direkt auf die im Ei verbliebenen Richtungspindelchromosome zurückführen lassen, zeigt der weibliche Vorkern der Fig. 74. Die Substanz der Chromatinbrocken verteilt sich nun immer feiner

auf dem Kernreticulum; Hand in Hand hiermit geht ein immer beträchtlicheres Wachstums des Kerns (Fig. 75). Die Verteilung und Zerkleinerung des Chromatins bewirkt also seine Aktivierung, wie denn der sogenannte »Ruhekern« mit seinem ausgebildeten Kernreticulum den Kern in seiner höchsten Tätigkeit darstellt. Mit der Verteilung und der durch sie bedingten Aktivierung steigt auch die osmotische Fähigkeit der Kernsubstanz, und so bemerken wir in den Fig. 75 und 76 ein enormes Kernwachstum, das parallel zur Ausbildung des chromatischen Reticulums geht. Auf dieses Kernwachstum ist auch der helle Hof um die Kerne und die periphere Wanderung der Plasmakörnchen zurückzuführen. Diese Ausbildung eines centralen Hofes, der an manchen Präparaten eine feine radiäre Streifung aufweist, soll aber erst später im Zusammenhang mit der Strahlung im Eikern (Fig. 52) und in den Furchungskernen (Taf. XIV) besprochen werden. Hand in Hand mit der Volumvergrößerung des Kerns geht auch ein Wachstum des Chromatins, das in annähernd gleichmäßig dicken Strängen meist der Kernmembran anzuliegen scheint, da es ja an der Kernoberfläche am leichtesten in Stoffaustausch mit dem Plasma treten kann. Im vollständig ausgebildeten weiblichen Vorkern ist das Chromatin in Gestalt feinster Körnchen auf den regelmäßig den Kern durchziehenden achromatischen Fasern verteilt (Fig. 77). Im Kern findet sich der große Nucleolus, dessen Entstehung uns Fig. 66 zeigte, und der während der ganzen Entwicklung des ♀ Vorkerns zu verfolgen ist.

2. Eingedrungenes Spermatozoon und männlicher Vorkern.

Greifen wir nun zurück und schließen an diese Schilderung die Besprechung des Schicksals des eingedrungenen Spermas und seine Umbildung zum männlichen Vorkern an. Hierbei sei bemerkt, daß alle Eier mit Vorkernen auf der Tafel XIII so orientiert sind, daß — wie ja schon die Richtungskörper zeigen — der weibliche Vorkern oben, der männliche unten liegt. Fig. 67 zeigt uns das eben eingedrungene Sperma. Der Kopf ist bereits zu einem Kernbläschen mit achromatischem Reticulum angeschwollen. Im Kernbläschen liegt ein centraler Nucleolus, während die linke Wand des Bläschens von einem Chromatinbrocken eingenommen wird. Wir sehen also auch hier eine frühzeitige Differenzierung des Nucleolus und des Chromatins, wie wir sie auch im weiblichen Vorkern (Fig. 66) nachweisen konnten. Die excentrische Lage des Chromatinbrockens kann, wie uns Fig. 79 zeigt, und wie wir später noch näher ausführen werden,

zu einer fakultativen oder gelegentlichen Karyomerenbildung führen. Am eingedrungenen Sperma ist noch mit aller Deutlichkeit ein Mittelstück und ein kurzer Schwanzfaden zu erkennen. Trotz der Anwesenheit eines Mittelstücks konnte weder jetzt beim Eindringen des Spermas noch bei dem Wachsen und Wandern des Spermakerns noch im weiteren Verlaufe bis zur ersten Furchungsspindel eine Spermastrahlung oder eine auf sie eventuell zurückgehende Plasmastrahlung nachgewiesen werden.

Normalerweise wächst nun der Kopf des eingedrungenen Spermas zu einem einzigen bläschenförmigen Vorkern von beträchtlicher Größe heran. Dabei ist dann das Mittelstück und der Schwanzfaden nicht mehr nachzuweisen (Fig. 74 und 75). In der ersten Periode des Wachstums liegen Ei und Spermakern noch an der Stelle ihrer Entstehung weit voneinander getrennt. Schon jetzt ist zu bemerken, daß der männliche Vorkern immer nicht unbeträchtlich größer ist als der weibliche Vorkern. Eine auf Tatsachen begründete Erklärung dieses Umstandes vermag ich nicht zu geben; ich vermute aber, daß diese höhere osmotische Fähigkeit des Spermakerns folgendermaßen zu erklären ist. Der weibliche Vorkern stammt von den Richtungsspindelchromosomen ab. Diese stellen ein Chromatin dar, das während des Wachstums der Oocyte — ich erinnere nur an die Ausstoßung der Chromidien (Fig. 47 und 48) und an das darauffolgende Wachstum des Chromatins (Fig. 50—52) — im lebhaftesten Stoffaustausch mit dem Plasma gestanden hat. Eiplasma und Eichromatin sind deshalb aufeinander abgestimmt, aneinander angepaßt, und deshalb könnte man annehmen, daß die osmotische Valenz des Eivorkerns nicht so groß ist wie die des individuenfremden Spermakerns. So möchte ich das stärkere Wachstum des männlichen Vorkerns erklären. Wie die Fig. 74—77 lehren, ist die Ausbildung des Chromatins und das Wachstum des männlichen Vorkerns vollständig proportional dem des weiblichen. Auch hier überziehen sich die achromatischen Fasern mit einem annähernd gleichmäßigen Chromatinbelag (Fig. 75 und 76), auch hier findet sich schließlich im ausgebildeten Vorkern ein feines Reticulum, mit zahlreichen Chromatinkörnchen übersät (Fig. 77). Wenn einmal die Vorkerne ihre definitive Größe erreicht haben, findet man sie immer im Centrum des Eies eng beieinanderliegend. Und zwar liegen anfangs beide Kerne in der Längsachse des Eies. Kurz vor der Ausbildung der Chromosome scheinen sie aber ihre gegenseitige Lage so zu verändern, daß sie (in dem kürzeren Durchmesser des Eies) nebeneinander zu liegen kommen (Fig. 78).

b) Vorkerne mit Nucleolenausbildung.

Bevor wir nun auf die Ausbildung der Furchungschromosome eingehen, müssen wir noch eine aberrante Form der Chromatinentwicklung in den Vorkernen erwähnen, die vielleicht nur eine nebensächliche Bedeutung hat, oder aber eine gewisse Zwischenstufe darstellt zwischen der normalen Ausbildung von Vorkernen, wie wir sie soeben beschrieben haben, und der später noch zu beschreibenden fakultativen Ausbildung von Karyomeren.

Wie wir sahen, können normalerweise die Vorkerne gebildet werden durch allmähliches Auswachsen des Kernreticulums, dessen Fäden sich Hand in Hand mit der Vergrößerung des Kerns mit einem annähernd gleichmäßig dicken Chromatinbelag überziehen. Hieraus resultiert schließlich ein äußerst feinfädiges Reticulum mit zahlreichen eingelagerten Chromatinkörnchen.

Hiervon weicht nun beträchtlich das Wachstum ziemlich zahlreicher Vorkerne ab, deren Fadenwerk sich keineswegs gleichmäßig verstärkt, sondern bis zur Maximalvergrößerung der Vorkerne äußerst zart und dünn bleibt. Dabei beschränkt sich das Chromatinwachstum, denn ein solches ist natürlich auch hier vorhanden, auf eng lokalisierte Teile, meist Knotenpunkte des Kernreticulums, wobei es dann zur Ausbildung mehr oder weniger zahlreicher Nucleolen kommt, die hier als »Chromatinspeicher« aufzufassen sind (Fig. 68, 69, 70). Der ganze Kern ist dann nur von zahlreichen Nucleolen und einem äußerst dünnen achromatischen Netzwerk durchsetzt. Dabei können die achromatischen Fasern zusammengeballt sein (vorausgesetzt, daß dies nicht auf eine Schrumpfung zurückzuführen ist) (Fig. 70 und 71), oder das achromatische Netzwerk kann einen schematisch regulären Charakter annehmen (Fig. 72 und 73). In den ersten Phasen (Fig. 68) ist natürlich der Unterschied zwischen diesen Nucleolenvorkernen und den normalen Vorkernen, deren Chromatin gleichmäßig an Dicke zunimmt, nur gering, da die Nucleolenzahl noch gering ist. Immerhin ist vielleicht der weibliche Vorkern der Fig. 74 an den Anfang der Nucleolenreihe zu stellen, denn er zeigt weit besser als Fig. 68 den Nucleolencharakter, wobei ich aber hinzufüge, daß es unmöglich ist, auf einem so frühen Stadium zu entscheiden, ob der Vorkern sich normal oder als Nucleolenvorkern entwickeln wird.

Die Stadien der Fig. 69, 70, 71 stellen die Bildung und das Wachstum der Nucleolen dar. Durch ihren Zerfall in kleinere bis

kleinste kugelige Chromatinbrocken erfolgt die regelmäßige Verteilung des Chromatins auf das Kernreticulum (Fig. 71—73), die in den Fig. 74—76, Taf. XIII durch gleichmäßiges Dickenwachstum des Kernreticulums bedingt ist. In letzterem Falle verteilt sich also die dem Chromatinwachstum vorstehende Substanz gleichmäßig über das ganze Kernnetz, während sie bei den Nucleolenvorkernen lokalisiert bleibt und ein lokalisiertes Chromatinwachstum hervorbringt. Durch Zerfall dieser Nucleolen wird dann derselbe Endzweck erreicht, die gleichmäßige Verteilung von Chromatin auf das Kernnetz.

Wir fragen uns nun, warum bleibt die das lokalisierte Chromatinwachstum hervorrufende Chromosomensubstanz in den Vorkernen so lange auf einzelne Nucleolen konzentriert?

Hierauf gibt uns einigermaßen Antwort das Verhalten der Chromosome bei der ersten Furchungsteilung. Wie wir später genauer ausführen werden, bilden sich einmal in jungen Furchungskernen (Fig. 89, Taf. XIV) acht bis neun Kernkörperchen aus. Diese zerfallen dann in viele kleinere Nucleolen (Fig. 90) und übersäen schließlich das ganze Kernreticulum mit feinsten Chromatinkörnchen (Fig. 92—93). Die Furchungskerne schließen sich also in bezug auf die Ausbildung des Chromatins ganz eng an die Nucleolenvorkerne an. Zum andern kann aber die Bildung der Furchungskerne in der Art modifiziert sein, als die einzelnen Nucleolen der Furchungskerne isoliert bleiben und typische Karyomeriten mit eigenen Kernbläschen (den sogenannten Karyomeren) bilden können (Fig. 95 und 96a und b)[1]. Wie wir später ausführen werden, scheint die Ausbildung von Karyomeriten der primitivere Zustand zu sein, aus dem sich ganz zwanglos die Bildung der Nucleolen in den Furchungskernen ableiten läßt, wenn wir annehmen, daß die Karyomeritennucleolen sich nicht jeder in seinem eigenen Kernbläschen (Karyomer) zu einem Ruhekern entwickelt haben, sondern sich schon vorher (und zwar ganz allmählich) erst längere Zeit (Fig. 98 und 99 und Fig. 91 rechte Blastomere, Fig. 92 linke Blastomere) und dann immer kürzere Zeit nach der Teilung (Fig. 88 und 97) zu einem gemeinsamen Furchungskern zusammengeschlossen haben. Demnach sind die Nucleolen in den Furchungskernen anzusehen als Karyomeriten, die ihr eigenes Karyomer aufgegeben und sich zu einem gemeinsamen Kern zusammengeschlossen haben.

[1] Betreffs der Bezeichnung sei bemerkt, daß ich die bläschenförmigen Teilkerne mit Fol und Häcker (04) als Karyomere benenne. Als Karyomeriten möchte ich dagegen den im Teilkern (Karyomer) enthaltenen Nucleolus bezeichnen.

In ganz gleicher Weise können wir auch hier in den Vorkernen die Nucleolen ansehen als Karyomeriten, die sich zu einem einzigen Kern vereinigt haben, besonders da, wie wir gleich sehen werden, in der Tat eine fakultative Karyomerenbildung bei Vorkernen vorkommt (siehe Fig. 79—83). Indem ich auf die Auseinandersetzungen bei den später zu besprechenden Karyomerenfurchungskernen verweise, halte ich auch hier das Auftreten der Nucleolen in den Vorkernen für die primitivere Stufe und für ein Rudiment einer früher auch bei Vorkernen stattfindenden Karyomerenbildung und möchte daher besonders die in Fig. 68—70 gezeichneten Nucleolen in den Vorkernen direkt bezeichnen als »intranucleäre oder uninucleäre« Karyomeriten. Der Beweis für die Richtigkeit dieser Auffassung ist der Umstand, daß es wirklich — wenn auch nur gelegentlich und nicht in so ausgesprochener Weise, wie z. B. bei *Polystomum* GOLDSCHMIDT (02) — zu einer Karyomerenbildung bei Vorkernen kommen kann (Fig. 79—83), ein Verhalten, das wir jetzt besprechen wollen.

c) Fakultative Karyomerenbildung beider Vorkerne.

Ihre Bildung kann von beiden Vorkernen, sowohl vom männlichen wie vom weiblichen ausgehen. So zeigt uns Fig. 79 das früheste Stadium der Bildung eines Karyomeriten, und zwar von dem männlichen Vorkern. Dieser ist bereits in die Mitte des Eies gerückt. Links von ihm befindet sich in einer etwas helleren Plasmazone ein karyomeritenartiges Gebilde, das wie ein Doppelchromosom aussieht. Wir können annehmen, daß dieser Karyomerit, der sich — wie wir aus der hellen Zone sehen — erst anschickt, sein Karyomer zu bilden, sich von dem eingedrungenen Sperma losgelöst hat, wenn wir zurückgreifen auf das Stadium der Fig. 67, in dem wir sehen, wie ein Chromatinballen die linke Seite der Kernmembran vorbuchtet. Dieses Hervorquellen des Chromatins kann schließlich zu seiner völligen Trennung vom Spermakern führen, wie wir das in Fig. 79 verwirklicht sehen. Fig. 80 zeigt uns, wie in ganz ähnlicher Weise auch der weibliche Vorkern zur Karyomerenbildung beitragen kann. Die Vorkerne sind hier schon beträchtlich herangewachsen. In der Nähe des Richtungskörpers findet sich nun ein typisches Karyomer mit einem einfachen Karyomeriten. Wir müssen annehmen, daß nach der zweiten Reifungsteilung sich nicht alle Chromosome zu einem gemeinsamen Chromatinballen — wie wir dies im Anschluß an Fig. 65 geschildert haben — zusammengeschlossen haben, sondern daß ein Chro-

mosom den Anschluß verpaßt und selbständig zu einem Teilkern oder besser Karyomer herangewachsen ist, indem es eine reguläre Kernmembran, Kernnetz, Kernsaft und Nucleolus ausgebildet hat. Die Lage des Karyomer ganz in der Nähe des Richtungskörpers läßt keinen Zweifel über seine Herkunft vom weiblichen Vorkerne aufkommen. Fig. 81 zeigt uns nun die Wanderung dieses in diesem Falle auch vom weiblichen Vorkerne abstammenden Karyomeren auf den männlichen Vorkern zu. Inwieweit die Größe der Kerne bei der Schnelligkeit der Wanderung eine Rolle spielt, vermag ich nicht anzugeben, doch scheint es fast, als ob das Karyomer infolge seines geringeren Widerstandes schneller an den männlichen Vorkern heranwandert als der große weibliche Vorkern. Zu bemerken ist noch, daß die Ausbildung des Chromatins in diesen beiden Stadien (Fig. 80 und 81) der in der Reihe Fig. 75—77 geschilderten gleichkommt.

In den Fig. 82 und 83 sehen wir schließlich die beiden fast völlig herangewachsenen Vorkerne und das zu einem Bläschen von beträchtlicher Größe herangewachsene Karyomer. Alle drei Kerne liegen im Centrum des Eies nahe beieinander und haben um sich infolge ihres Wachstums eine helle körnchenfreie Plasmazone ausgebildet. Da in beiden Stadien die Richtungskörperchen bereits degeneriert sind, ist es nicht mehr möglich anzugeben, welcher Vorkern das Karyomer geliefert hat. Das ist ja aber auch völlig gleichgültig, da wir gesehen haben, daß er von beiden stammen kann. Die Stadien der Fig. 82 und 83 gehören dem Charakter ihres Chromatinwachstums nach der in Fig. 68—73 geschilderten Reihe der Nucleolenvorkerne an. Und zwar finden sich in Fig. 82 noch zahlreiche große Nucleolen, deren zerfallene Substanz in Fig. 83, die ein Stadium der ruhenden Vorkerne darstellt — entsprechend der Fig. 73 — bereits das ganze Kernreticulum übersät. Es ist mir nun wahrscheinlich, daß derartige Eier mit drei Vorkernen vollkommen normale Furchungsstadien liefern. Es kann ja einmal der betreffende Vorkern mit seinem Karyomer verschmelzen, wie wir das später für die Furchungskaryomere sehen werden — ein Vorgang, der sich begreiflicherweise leicht der Beobachtung entziehen kann. Dann aber kann es in Vorkernen wie in Karyomeren zur Ausbildung normaler Chromosome kommen, die sich dann erst in der ersten Furchungsspindel zu einer gemeinsamen Äquatorialplatte vereinigen können.

D. Furchung.

a) Ausbildung der Furchungskerne.

Während des Auseinanderrückens der Tochterplatten bei der ersten Furchungsteilung bilden sich die bis dahin intensiv mit Eisenhämatoxylin färbbaren Chromosome zu äußerst schwach färbbaren Bläschen um. Hierbei scheint mir die Wand der Bläschen unmittelbar von der die Chromosomen umgebenden Membran (Häcker [04]), wie das auch von Guyer (1900) und Calkins (1895) angenommen wird, herzuleiten zu sein. Über die Entstehung des Kernsaftes in diesen Bläschen und in den später zu beschreibenden, bis zur Größe von 8 μ heranwachsenden Karyomeren vermag ich nichts anzugeben; es ist mir aber bei dem enormen Wachstum einzelner Karyomeren und Teilkerne sehr wahrscheinlich, daß durch die osmotische(?) Wirkung der heranwachsenden Kernsubstanzen aus dem Plasma Zellsaft in den Kern hineindiffundiert. Ob es nun, wie Vejdovsky (07) angibt, »ausschließlich das Linin des Mutterkerns ist, das sich durch das Aufquellen zur Grundsubstanz des Kerns oder zum Kernsaft umwandelt«, oder ob nicht auch Bestandteile des Zellsaftes in den Tochterkern hinein »diffundieren«, das muß man an geeigneteren Objekten nachweisen.

Jedenfalls stimme ich mit Häcker (04) darin überein, daß die Karyomerenbildung auf einer zunehmenden Alveolisierung und Vacuolisierung der Chromosome beruht. Diese an der Grenze der Beobachtung stehenden Bläschen, deren wasserklarer Inhalt nicht die geringsten färberischen Bestandteile aufweist, schließen sich nun zu Furchungskernen zusammen, ähnlich so, wie dies wohl zuerst von Bütschli (76) und Vejdovsky (87) und dann seitdem sehr oft gesehen wurde: z. B. His (98 und 99), Boveri (01), Goldschmidt (02 und 05), Vejdovsky (07). Montgomery (01) gibt eine Zusammenstellung der Formen, bei denen Karyomere gefunden worden sind.

Das vollständige Schwinden jeder färbbaren Substanz der Furchungskerne auf diesem Stadium (Fig. 85, 94, Taf. XIV) ist äußerst bemerkenswert. Niemand wird hier behaupten wollen, daß die »Vererbungssubstanz« in Gestalt des »Chromatins« auf diesem Stadium dem Kern verloren gegangen sei; die Vererbungssubstanz, die noch kurz vorher in den intensiv gefärbten Furchungschromosomen vorhanden war und die kurz darauf in zahlreichen stark tingierbaren Nucleolen anschießt. Wir können nur annehmen, daß

diese fragliche Chromatinvererbungssubstanz kurz nach der Teilung ihre Tinktionsfähigkeit — aber auch vollständig — einbüßt, so daß sie mit unsern Hilfsmitteln nicht mehr darzustellen ist. Diese Tatsache während der Furchung spricht sehr zugunsten der Häckerschen Achromatinhypothese, die eine Kontinuität der Chromatinvererbungssubstanz — trotz des kritischen Stadiums des vollständigen Chromatinschwundes während des Oocytenwachstums — von der Oogonie bis zu den Reifeteilungen annimmt.

1. Bildung typischer, einheitlicher Furchungskerne.

Die Furchungskerne sind jetzt, wie auch auf allen späteren Stadien meist länglich ellipsoid (Fig. 85, 86, 92, 93) und stellen sich mit ihrer Längsachse in die Blastomerenlängsachse, also parallel zur ersten Furchungsebene ein. In den ersten Phasen sind die jungen Furchungskerne von einem dichteren Plasmasaum umgeben (Fig. 85, 86). Die einzelnen Chromosomenbläschen vereinigen sich schließlich. Doch scheint diese Vereinigung anfangs keine vollständige zu sein, sieht man doch in Fig. 86 jeden der beiden Furchungskerne aus je zwei eng aneinandergeschmiegten Kernbläschen bestehen. Da mehrere Male dieses Stadium beobachtet wurde, ist es nicht ausgeschlossen, hierin den Ausdruck der auf diesem Stadium noch getrennten väterlichen und mütterlichen Chromosome zu sehen, besonders da man auch in der Äquatorialplatte der ersten Furchungsteilung — was schon von Maas (99) angegeben wurde — die väterlichen und mütterlichen Chromosomenhaufen getrennt nebeneinanderliegen sieht (siehe Fig. 8 bei Maas). Dieses Stadium der Furchungskerne ist also zu vergleichen dem aus einer väterlichen und mütterlichen Hälfte (Gonomer) zusammengesetzten »Doppelkern« Häckers (96).

Bei genauerer Betrachtung glaubt man zu sehen, wie die nebeneinanderliegenden beiden Bläschen eines Furchungskerns von einer gemeinschaftlichen Membran umschlossen werden. Die die Teilbläschen umschließende Membran wäre dann ein Produkt der vereinigten Chromosome, die zweite Membran ein Plasmaprodukt. Leider sind diese Stadien zu einer präzisen Feststellung dieser Verhältnisse wegen der Kleinheit und geringen Färbbarkeit ungeeignet.

Wie erwähnt, ist der ganze Kern von einem sehr schmalen, dunkel färbbaren Plasmasaum umgeben. Im normalen Verlauf der Entwicklung verschmelzen nun beide Kernbläschen zu einem Furchungskern, in welchem sich alsbald mit Eisenhämatoxylin färbbare Nucle-

olen, deren erstes Auftreten schon auf Fig. 86 zurückreicht, darstellen lassen. Die Zahl dieser Nucleolen habe ich auf den Stadien der Fig. 87 und 88 und gelegentlich auch auf späteren Stadien (Fig. 89) auf sieben bis neun bestimmt (also ungefähr gleich der Hälfte der Normalzahl der Chromosome, die ja nach der ersten Furchungsspindel 16 beträgt). Da — wie wir später bei Besprechung der Karyomerenfurchungskerne sehen werden — auch dort die Maximalzahl der beobachteten Karyomeren sieben bis neun beträgt (Fig. 95 und 96, a + b), so ist die Annahme nicht ganz von der Hand zu weisen, daß ein Nucleolus der normalen Reihe (Fig. 87, 88, 89) oder ein Karyomerit (Fig. 95, 96, a + b) je zwei vereinigte väterliche und mütterliche Chromosome darstellt, besonders da die Karyomeritennucleolen eine deutliche Zusammensetzung aus zwei Nucleolen zeigen. — Andrerseits beweist die darauffolgende enorme Zunahme der Nucleolen (Fig. 90 und 91) sowie die dann einsetzende rapide Abnahme der Nucleolen (Fig. 92 und 93), daß während dieser Stadien die Nucleolenzahl ganz sicherlich unabhängig von der Chromosomenzahl ist. Deshalb neige ich mehr der Ansicht zu, daß auch in den ersten Stadien der Fig. 87—89 die Nucleolenzahl sieben bis neun eine zufällige ist und nicht mit der Normalzahl 16 in Verbindung gebracht werden kann, wiewohl ich betone, daß ich die Zahl sieben bis neun für die Nucleolen regelmäßig in beiden Blastomeren dieser Stadien fand.

Hier sei noch kurz Erwähnung getan der charakteristischen und oft beschriebenen Gestalt der Blastomeren während der Furchung. Unmittelbar im Moment der Teilung ist die Oberflächenspannung beider Blastomeren sehr erhöht, so daß beide durch eine tief einschneidende Ringfurche voneinander getrennt, typische Ellipsoide darstellen (Fig. 85, Taf. XIV). Nach der völligen Ausbildung der Teilungsebene nimmt diese Oberflächenspannung aber ab (Fig. 94, Taf. X) und die Adhäsion beider Blastomeren gewinnt die Oberhand: beide Furchungszellen klappen aneinander, sich wie zwei Flüssigkeitstropfen gegenseitig abplattend (Fig. 86, 91 ff.).

Schon auf den Stadien der Fig. 86, besonders aber auf denen der Fig. 87, 88, 89, sehen wir den Kern von einem schönen achromatischen Kernreticulum durchzogen, das beim Anwachsen des Kerns immer deutlicher, immer dichter und engmaschiger wird. Proportional dem Wachstum des Kerns wachsen unsre sieben bis neun Nucleolen beträchtlich heran (Fig. 87, 88, 89). Schließlich kommt es, wie bereits erwähnt, auch zu einer Vermehrung der Nucleolen

(Fig. 90, 91). Diese ist scheinbar nicht auf ein neues Heranwachsen von Nucleolen auf dem Kernreticulum zurückzuführen, sondern beruht auf dem Zerfall der größeren Nucleolen in kleinere. Ich konnte zwar diesen Zerfall nicht direkt feststellen, da er jedenfalls äußerst schnell vor sich geht, ich vermute ihn aber in Anbetracht der weit geringeren Größe der zahlreichen Nucleolen im Vergleich zu der beträchtlichen Größe jener Nucleolen, die in geringerer Zahl (z. B. acht bis neun) vorhanden sind. So sind z. B. die Nucleolen des rechten Kerns in Fig. 90 bedeutend kleiner als die des linken Kerns dieser Figur oder als die neun Nucleolen der Fig. 89. Außerdem ist an vielen Nucleolen dieser Fig. 89 zu bemerken, daß ihre Oberfläche eingekerbt oder zerklüftet ist. Diese Nucleolen stehen jedenfalls unmittelbar vor dem Zerfall in mehrere Bruchstücke. Bemerkenswert ist, daß die Anzahl der Nucleolen in Fig. 89 dieselbe ist wie die in Fig. 87 und 88, nämlich acht bis neun; es hat also ein Zerfall von Nucleolen bisher nicht stattgefunden. Demnach ist die scheinbare Zunahme der Nucleolen von Fig. 89—90 und die darauffolgende rapide Abnahme der Nucleolen Fig. 90, 91, 92 auf ein und denselben Prozeß, nämlich auf eine allmähliche Zerstückelung der bis Fig. 89 herangewachsenen Nucleolen zurückzuführen, die in ihrer ersten Phase (Fig. 90 und 91 jeweils die rechte Blastomere) zu einer scheinbaren Vermehrung der noch immer ziemlich ansehnlichen Nucleolen führt, in ihrer zweiten Phase aber zu einer völligen Zerstäubung der Nucleolensubstanz auf das Kernreticulum (Fig. 91 linker Blastomerenkern Fig. 92 und 93), so daß schließlich nur noch ein großer Nucleolus, der sich auch schon auf den vorhergehenden Stadien durch seine beträchtliche Größe vor den andern auszeichnete (Fig. 91 und 92 linker Kern), bestehen bleibt = Primärnucleolus Vejdovsky (07).

Hand in Hand mit diesem Zerfall der Nucleolen wächst der Kern ganz beträchtlich (Fig. 91 und 92). Da die durch den Zerfall der Nucleolen freiwerdende chromatische Substanz sich feinkörnig auf dem immer dichter, engmaschiger und verwaschener werdenden Kernnetz zerstreut, so ist dieses Kernwachstum leicht erklärlich. Denn die größte Verteilung des Chromatins (siehe auch im »Ruhekern«) bezeichnet seine höchste Aktivität, wie es schon Born (94) aussprach. Diese offenbart sich auch in der hohen osmotischen Kraft der Kernsubstanzen, die das enorme Anschwellen des Kerns bedingt.

Die Ausbildung der Furchungskerne zerfällt demnach in zwei wohl unterscheidbare Phasen, deren erste repräsentiert wird durch die Fig. 85, 86, 87, 88, 89, in der ein enormes Wachstum von acht

bis neun Nucleolen stattfindet, das man am besten nach dem Beispiel VEJDOVSKYS (07) als »Anachromasis« bezeichnet: d. h. ein Vorgang, »während dessen die chromatische Substanz von neuem in kaum wahrnehmbaren Spuren innerhalb des Linins auftritt, bei weiterer Entwicklung sich durch intensive Färbung deutlicher macht, bis schließlich die früher unbedeutenden und nur schwierig wahrnehmbaren Chromosomenanlagen von jetzt an die Höhe der Entfaltung erreichen und ganz überzeugend in der mütterlichen Kernsubstanz hervortreten«. Die zweite Phase würde charakterisiert durch den Zerfall dieser acht bis neun Nucleolen, der schließlich zu einer staubförmigen Verteilung des Chromatins auf das ganze Kernreticulum führt.

Die Nucleolen sind in den Stadien der Fig. 87, 88, 89 usw. aufzufassen als vorübergehende Chromatinspeicher, die eng lokalisierte Stellen des Kernnetzes darstellen, wo das beträchtliche Chromatinwachstum stattfindet. Meist liegen die Nucleolen peripher im Kern (Fig. 87, 88, 89); es ist schwer festzustellen, ob sie direkt der Kernmembran anliegen oder nicht. Sicherlich erfahren sie niemals, wie es bei innigster Berührung mit der Kernmebran und bei lebhafter Stoffaufnahme aus dem Plasma zu erwarten wäre, eine Abplattung an der Kernmebram, die man in Anbetracht ihres flüssigen Aggregatzustandes erwarten könnte. Wie erwähnt, könnten diese Nucleolen oder Lokalisationspunkte für das Chromatinwachstum, besonders da sie in Stadien der Fig. 4, 4a, 5 konstant in Sieben- bis Neunzahl auftreten, bei Annahme der Individualitätstheorie und in Rücksicht auf die widerlegte Konjugations- und Reduktionshypothese zurückgeführt werden auf die in den Furchungskern eingegangenen 16 Chromosomen. Zwei eng vereinigte (väterliche und mütterliche!!!) Chromosome könnten ein Wachstumscentrum für das Chromatin — einen Nucleolus — darstellen. Sehr schön ließe sich auch bei dieser Annahme das Verhalten der Nucleolen bei der später zu besprechenden Karyomeritenbildung erklären. Dort unterbleibt — aus unbekannten Gründen — die Vereinigung der Chromosome zu einem Furchungskern; es bilden sich typische Karyomeriten in Sieben- bis Neunzahl aus (Fig. 95, 96 a + b, 100, 1—4). Man könnte nun die in jedem Karyomer entstehenden Doppelnucleolen so auffassen, als ob auch die vollständige Vereinigung der Chromosome zu einem einheitlichen Wachstumscentrum (Nucleolus) wie in Fig. 87, 88, 89 unterblieben wäre. Je zwei Chromosome sind nur bis zu gemeinsamer Berührung — nicht zu vollkommener Vereinigung — gekommen, aus

denselben unbekannten Gründen, aus denen eine Verschmelzung aller Chromosomen zu einem gemeinsamen Kern unterblieben ist. Bei dieser Annahme erklärt sich auch ungezwungen die Ungleichwertigkeit der Teile dieser Doppelnucleolen. Die kleineren würden die weiblichen Chromosome, die größeren die vom Sperma gelieferten darstellen (Fig. 95, 96 a und b, 100, 2—4). Wie wir bereits bei Besprechung der Vorkerne bemerkten, wächst der männliche Kern stärker heran, besitzt also eine stärkere osmotische Valenz als der Eikern. Die wahrscheinlichen Gründe für diese Differenz in der osmotischen Wirkung erblickten wir darin, daß der Eikern einmal viel Substanz an das Ei abgegeben hat (siehe Fig. 47 und 48) und andrerseits bei seinem Chromatinwachstum (Fig. 49—52, Taf. XII) auch wieder Stoffe aus der Eizelle aufgenommen hat, daß also der Eikern wegen seiner lang andauernden, engen und bedeutenden Stoffumsätze mit dem eigenen Plasma diesem Plasma gegenüber nicht die hohe osmotische Valenz besitzt wie der individuenfremde Spermakern. Diese starke osmotische Wirkung des Spermakerns offenbart sich nun auch (so ließe sich wenigstens mit einiger Wahrscheinlichkeit vermuten) in der Ungleichwertigkeit der Teile der Karyomerennucleolen; letztere sind als Doppelnucleolen immer aus einem größeren (von dem männlichen Chromosom herrührenden) und aus einem kleineren (von dem weiblichen Chromosom herrührenden) Nucleolus zusammengesetzt (Fig. 95, 96 a + b, 100 2—4).

2. Bildung von Karyomeren und Teilkernen während der Furchung.

Mit diesen Auseinandersetzungen sind wir aber bereits der Schilderung der »Karyomerenvorkerne« vorausgeeilt. Neben der eben besprochenen und durch die Fig. 85—93 illustrierten Ausbildung normaler Furchungskerne findet sich — und zwar ziemlich häufig — eine Umbildung der Chromosome zu Karyomeren. Indem letztere zu mehreren zusammenfließen und größere Teilkerne bilden, und indem diese wieder sich zu einem gemeinsamen Furchungskern vereinigen, wird auch hier ein vollkommen normales Stadium eines ruhenden Furchungskerns, das sich in nichts von dem Ruhekern der Normalreihe unterscheidet, gebildet. Die Entstehung der Karyomeren haben wir uns so zu denken, daß unmittelbar nach der ersten Furchungsteilung die bläschenförmig angeschwollenen Chromosome sich nicht zu einem gemeinsamen Kern, wie in den Fig. 85—87, vereinigen,

sondern daß aus irgend einem uns unbekannten Grunde dieser Zusammenschluß unterbleibt. So sehen wir in Fig. 94 die bläschenförmigen Chromosome in jeder Blastomere in zwei voneinander getrennte Portionen angeordnet. Man könnte nun einmal vermuten, daß sich die väterlichen und mütterlichen Chromosome, wie das ja auch Maas (99) angibt, gesondert geteilt hätten, und daß nun die Tochterkerne sich gesondert rekonstruierten. Dieses Verhalten käme der Bildung zweigeteilter Furchungskerne (Fig. 86) nahe. Andrerseits könnte man aber diese Sonderung in Chromosomenportionen auch zurückführen auf das Auftreten dreikerniger Befruchtungsstadien (Fig. 80—83), wenn man annimmt, daß sich die Chromosome dieser drei Kerne nicht zu einer gemeinsamen Äquatorialplatte zusammenschließen, sondern mehrere Äquatorialplattenkomplexe bilden, deren jeder dann einen gesonderten Tochterkern gibt. Vielleicht erklären sich Stadien, wie sie z. B. in Fig. 99 dargestellt sind, auch auf diese Weise. Sicherlich können aber auf früheren Stadien die Chromosome eine viel größere Selbständigkeit zeigen und viele selbständige Karyomeren bilden. Die Maximalzahl der Karyomeren betrug in den drei Fällen, wo ich sie zählen konnte und die in Fig. 95, 96 a und b abgebildet sind, acht bis neun in jeder Blastomere. Wie erwähnt, läßt diese Zahl bei Annahme der Individualitäts- und Konjugationshypothese eine Vereinigung zweier (mütterlicher + väterlicher) Chomosome nicht ganz außerhalb des Bereichs der Möglichkeit liegend erscheinen.

In unsrer Fig. 94 ist nun eine so weitgehende Selbständigkeit der einzelnen Karyomeren (bzw. Chromosomen) nicht zu verzeichnen; es ist mir deshalb zweifelhaft, ob das Stadium der Fig. 94 an den Anfang der jetzt zu schildernden Reihe von Karyomerenkernen gehört. Immerhin zeigt es uns aber den Weg, wie wir uns die in (Fig. 95 und 96 a + b) abgebildeten Blastomeren mit zahlreichen Karyomeren entstanden zu denken haben; nämlich durch das Ausbleiben der Vereinigung der Chromosome zu einem gemeinsamen Furchungskern. So sind in Fig. 95 die Chromosome zu Bläschen, den sogenannten Karyomeren, herangewachsen. Jedes dieser Bläschen oder Karyomeren enthält einen Doppelnucleolus, den wir als Doppelkaryomerit bezeichnen wollen. Auf die mutmaßliche Entstehung und Zusammensetzung dieser aus ungleich großen Bestandteilen zusammengesetzten Karyomeriten haben wir bereits hingewiesen. Bemerkenswert ist, daß schon in diesen Stadien, und zwar in jeder Blastomere ein Karyomer durch seine Größe ausgezeichnet ist. Auch die Zahl der in

diesem Karyomer enthaltenen Karyomeriten ist, sowohl in den beiden Blastomeren der Fig. 95 wie auch in Fig. 96b, größer als zwei. Da sich auch auf späteren Stadien immer ein Karyomer (bzw. Teilkern) und in diesem wieder ein Karyomerit durch seine bedeutende Größe auszeichnet (z. B. Fig. 98 linke Blastomere, mittlerer Teilkern und Fig. 99 rechte Blastomere, unterer Teilkern), so vermute ich, daß dieser Karyomerit den großen Nucleolus des ruhenden Furchungskerns, wie er z. B. in Fig. 93 dargestellt ist, liefert, und daß sich die Ausnahmsstellung dieses einen Nucleolus gegenüber den andern Nucleolen, deren Substanz ja in das Kernreticulum aufgeht, schon in diesen frühen Stadien durch seine eigene Größe und den bedeutenden Umfang seines Karyomers offenbart. Aus dieser morphologischen Sonderstellung dieses Nucleolus gegenüber den andern acht Karyomeriten können wir auch auf eine nur ihm eigene chemische Beschaffenheit schließen. Während die große Anzahl der gleichwertigen Karyomeriten scheinbar nur vorübergehende Chromatinspeicher darstellt, deren Substanz eine staubförmige Verteilung im Kern erfährt, ist der große Nucleolus (Karyomerit) vielleicht aufzufassen als eine Art von Speicher, in dem die bei der Funktion des Kerns gebildeten Stoffwechselprodukte abgelagert werden. Ich möchte diesen Nucleolus — aber nur rein morphologisch — vergleichen mit dem »centralen Karyomeriten« GOLDSCHMIDTS (02), wegen seiner eigenen Größe und dem bedeutenden Umfang der ihn umgebenden Kernvacuole. Doch will ich nicht unterlassen, auf den fundamentalen Unterschied in der Funktion beider morphologisch so gleichwertigen Gebilde hinzuweisen. GOLDSCHMIDT vermutet nämlich: »daß der centrale Karyomerit das Centrosom des Samenkerns darstellt, aus dem die Centrosomen der ersten Furchungsspindel hervorgehen«. Bei *Sycon* ist dagegen ganz sichergestellt, daß er in den ruhenden Furchungskern eingeht und dort den durch seine Größe ausgezeichneten echten Nucleolus bildet, der alle übrigen aus Karyomeriten sich herleitenden Nucleolen überdauert.

Der in Frage stehende große Nucleolus entspricht wohl am ehesten dem Hauptnucleolus VEJDOVSKYS (07).

Es kann nun noch zu einer Art fakultativer oder gelegentlicher Karyomerenbildung kommen, ganz ähnlich wie wir dies auch bei den Befruchtungsstadien der Fig. 79—83 gesehen haben. Es wird zwar von Anfang an ein regulärer Furchungskern gebildet, ein Chromosom kann aber den Anschluß an diesen gemeinsamen Kern verpassen und außerhalb liegen bleiben. So zeigt Fig. 88 ein außerhalb des Kerns liegendes Chromosom, das noch nicht zu einem Karyomer angeschwollen

ist. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung bildet sich dieses Chromosom zu einem regulären Karyomer um (Fig. 97), das zu beträchtlicher Größe heranwachsen kann und sich schließlich mit dem Furchungskern vereinigt.

Wir fragen uns hierbei, bis zu welcher Größe kann denn überhaupt ein einzelnes Karyomer heranwachsen? Hierauf gibt uns Fig. 100 (1—4) ausführlich Aufschluß. In einer Blastomere findet sich eine Serie von vier Karyomeren neben einem Teilkern. Die Karyomeren zeigen eine Größe von 2, 4, 6 und 8 μ Durchmesser und haben bis auf den kleinsten und unentwickeltsten alle einen Doppelkaryomeriten. Interessanterweise läßt sich nun von dem Teilkern (Fig. 100, 5—8) nachweisen, daß er aus vier Karyomeren zusammengesetzt ist: er besitzt nämlich acht paarweise angeordnete Nucleolen. Da wir in jedem Karyomer einen Doppelnucleolus finden, so zeigen die acht Nucleolen — abgesehen von ihrer paarigen Lage —, daß der Teilkern aus der Hälfte von acht, also aus vier Karyomeren zusammengesetzt ist oder jedenfalls vier Karyomeren entspricht. Deshalb sind die Größendifferenzen der vier einzelnen Karyomeren (Fig. 100, 1—4) nicht auf die Verschmelzung mehrerer Karyomeren, sondern auf das Einzelwachstum isolierter Karyomeren zurückzuführen. So können also einzelne Karyomeren von 2 und 4 μ Durchmesser bis zu einer Größe von 6 und 8 μ Durchmesser heranwachsen. Abgesehen von diesen Zahlenverhältnissen spricht auch der Doppelkaryomerit in jedem Karyomer gegen eine Verschmelzung, bei der wir ja entsprechend mehr Nucleolen haben müßten, wie auch der Teilkern zeigt. So lehrt die Serie der Fig. 100, 1—4, daß ein einzelnes Karyomer zu der beträchtlichen Größe von 8 μ heranwachsen und dabei einen regulären Kern bilden kann: ein Beweis für die Richtigkeit der Ansicht Montgomeris (01), daß jedes Karyomerbläschen potentiell einen kleinen Kern mit eigener Membran, chromatischem Reticulum, Kernsaft und eigenen Nucleolen darstellt. Dabei sind Doppelnucleolus (= Karyomerit), Kernreticulum, Kernsaft und Kernmembran proportional herangewachsen. Außerdem beweist uns der Teilkern in Fig. 100 (5—8), daß man — wenigstens während einer gewissen begrenzten Periode — die in den Kern eingegangenen Karyomeriten nachweisen kann, wodurch die Ansicht Vejdovskys (07) bestätigt wird: »Nach der Verschmelzung zu einem einzigen Kern stellt jede Karyomere einen selbständigen, aus bestimmten Komponenten gebildeten Bezirk vor, in welchem später das ursprüngliche Chromosom in derselben Gestalt hervortritt.«

Der in Fig. 100 eingeleitete Prozeß der Verschmelzung einzelner Karyomeren führt schließlich zu wenigen Teilkernen. Diese wachsen unter Flüssigkeitsaufnahme und deutlicher Kernstrahlung zu ziemlich ansehnlichen Kernen heran. So zeigt Fig. 98 in jeder Blastomere je drei Kerne (in Wirklichkeit besitzt die linke Blastomere fünf, die rechte vier Kerne; es sind aber nur drei auf dem gezeichneten Schnitt getroffen). Dabei fällt auf, daß sich in den beiden Blastomeren ein ganz kleines, fast unverändertes Karyomer zeigt. Worauf diese Rückständigkeit im Wachstum zurückzuführen ist, vermag ich nicht anzugeben. Schließlich jedoch finden sich, wie in Fig. 99, in jeder Blastomere nur noch zwei Teilkerne, die schon deutlich den bei Fig. 92 und 93 geschilderten Zerfall der Nucleolen und die Aufteilung ihrer Substanz in das Kernreticulum zeigen. Die Teilkerne der linken Blastomere weisen dabei nur einen einzigen Nucleolus auf, entsprechen also vollständig dem ruhenden Furchungskern, wie wir ihn in Fig. 93 finden. Schließlich verschmelzen aber auch diese Teilkerne, meist wohl schon auf früheren Stadien, wie uns Fig. 91 zeigt, oder aber erst auf diesem Stadium des ausgesprochenen Ruhekerns, wie Fig. 92 illustriert. So finden wir im rechten Furchungskern der Fig. 91 noch zahlreiche Nucleolen und ein verhältnismäßig an Chromatin armes Kerngerüst. Im linken Kern dagegen ist die Verteilung des Chromatins weiter fortgeschritten, indem sich einmal weniger Nucleolen finden, und indem andrerseits das Kernnetz ziemlich gleichmäßig mit Chromatin überzogen ist. Diese Differenz in den beiden Blastomerenkernen ist leicht erklärlich. Bei genauerem Studium des rechten Kerns bemerken wir nämlich, wie die Kernmembran an zwei korrespondierenden Stellen nach dem Kerninnern zackig vorspringt. Ganz undeutlich ist zwischen diesen beiden Vorsprüngen eine zarte Verbindungslinie zu sehen: eine Membran, die nur teilweise den Kern in zwei Hälften zerlegt. Unser Kern ist also entstanden zu denken durch Zusammenfluß zweier Teilkerne. Fig. 91 (rechter Kern) zeigt nun den interessanten Fall der soeben vollzogenen Vereinigung. Die Ausbildung der Karyomeren, die allmähliche Vereinigung dieser zu Teilkernen und deren Zusammenfluß zu einem gemeinsamen Furchungskern bedeutet also, wie uns Fig. 91 zeigt, eine bedeutende Verzögerung in der Ausbildung des Ruhekerns, was sich einmal in der Unmenge der zerfallenden Nucleolen und andrerseits in der geringen Ausbildung des Kernreticulums zeigt. In ganz gleicher Weise zeigt auch Fig. 92 (linker Furchungskern) die soeben vollzogene Vereinigung zweier Teilkerne, indem die Kernmembran

an der linken Seite nach innen zackig vorgebuchtet ist. Auch hier ist der linke Furchungskern wegen seiner zahlreichen Nucleolen gegenüber dem rechten zurückgeblieben.

Es finden sich also bei den Syconen zwei wohl charakterisierte und durch alle Zwischenstufen verbundenen Entwicklungsreihen in der Ausbildung der Furchungskerne. Welcher von beiden Prozessen, ob der der Ausbildung einzelner normaler Furchungskerne (Fig. 85 bis 93) oder ob der der Karyomerenbildung der ursprüngliche ist, darüber kann man bei unserm Objekt nicht zu voller Klarheit kommen. Zahlreicher als die ausschließliche Karyomerenbildung, wie sie in Fig. 95 und 96 (a und b) geschildert wurde, ist allerdings die Ausbildung normaler Furchungskerne (Fig. 87—93), zahlreich sind aber auch gelegentliche Karyomerenbildungen, wie sie in Fig. 88 und 97 dargestellt sind. Die Ausbildung von Karyomeren ist ja seit Bütschlis (76) Untersuchungen oft beschrieben worden, ich brauche nur zu erinnern an die Arbeiten von Goldschmidt (02, 05), His (98, 99), Boveri (01), Vejdovsky (87, 07) u. v. a.

Von größter Wichtigkeit ist bei unserm Objekt, das ja zu den primitivsten Metazoen gehört, die Tatsache, daß beide Prozesse normalerweise sich nebeneinander finden und durch zahlreiche Übergänge verbunden sind. Auf Grund dieser Tatsache und in Rücksicht auf die Versuche Häckers (00), dem es gelang, durch Schädigung mit Äther den Prozeß der Bildung normaler einheitlicher Furchungskerne in die Bildung von Karyomeren zurückzuverwandeln, möchte ich mich der Meinung Häckers (00) anschließen, und sehe in der Bildung der Karyomeren und Teilkerne während der Furchungsteilung »ein primitives Merkmal, welches darauf hinweist, daß der Furchungskern des Metazoeneies ursprünglich ein Kompositum aus mehreren, den einzelnen Chromosomen entsprechenden Teilkernen darstellt«.

Die Schwämme sind nun insofern interessant, als sie bei ihrem Charakter als primitivste Metazoen die Stufe repräsentieren, bei der die primitive Art der Karyomerenbildung sich anschickt, in die kompliziertere Bildung von ganzen Furchungskernen überzugehen, wobei sich von einer ausgesprochenen Karyomerenbildung alle Übergänge bis zur Ausbildung typischer einheitlicher Furchungskerne finden lassen.

b) Polarität der Furchungszellen.

Hier ist es auch am Platze, auf die Entstehung einer gewissen Polarität in den Furchungszellen hinzuweisen. Wie besonders klar

aus den Fig. 91, 92, 98, 99, Taf. XIV hervorgeht, erscheint der eine Pol der Furchungszellen (auf der Tafel sind die Furchungsstadien so orientiert, daß dieser Pol immer oben liegt) etwas abgeplattet, während der Gegenpol rundlich ist. Gleichzeitig nähert sich der Furchungskern dem abgeplatteten Pol sehr stark (Fig. 92). Diese Polarität der Blastomeren ist nun nicht etwa auf innere Strukturverhältnisse zurückzuführen, die vielleicht schon jetzt die während der vierten, äquatorial verlaufenden Teilung eintretende Inäqualität der Furchungszellen (siehe Schulze [75] und Maas [99]) zum Ausdruck brächte, sondern beruht lediglich auf mechanischen Gründen. Die Furchungszellen sind mit dem einen Pol dem Geißelepithel angelagert. An diesem platten sie sich ab. Die Wanderung des Kerns an diesen Pol (Fig. 92) ist aus innerhalb der Zelle vor sich gehenden statischen Gründen, die hier nicht zu erörtern sind, zu erklären, wie bei vielen Epithelzellen der Kern basalständig ist. Es wäre ja auch denkbar, daß der Kern zwecks besserer Ernährung sich dem Geißelepithel näherte; da aber bei wachsenden und dem Geißelepithel anliegenden Eizellen der Kern keineswegs diese Annäherung an die ernährende Geißelepithelschicht zeigte, glaube ich diese Möglichkeit auch für die Furchungskerne ausschließen zu dürfen.

c) Theoretische Erörterungen.

Die Teilung des befruchteten Syconeneies ist weiterhin insofern von Wichtigkeit, als es zwischen den einzelnen Teilungsschritten zu einem enormen Chromatinwachstum kommt. Man sollte in Anbetracht der großen Kernplasmaspannung, die kurz nach der Teilung ihren Höhepunkt erreicht zu haben scheint, in dem die Furchungskerne minimal klein, kaum sichtbar und ohne morphologisch nachweisbares Chromatin sind, erwarten, daß durch schnell aufeinanderfolgende Teilungen diese Spannung ausgeglichen würde. Denn nach Hertwig (08) hat »starke Reduktion der Kernmasse eine hochgradige Teilfähigkeit der Zelle zur Folge«. Dieses Faktum »läßt in unzweifelhafter Weise der Furchungsprozeß jeden tierischen Eies erkennen. Wenn hier in rascher Aufeinanderfolge Teilung an Teilung anschließt, so erklärt sich dies daraus, daß von Anfang an eine enorme Kernplasmaspannung vorhanden war, welche bei jedem Teilschritt nur zum kleinsten Teil ausgeglichen wird, so daß sofort nach Ablauf einer Teilung die zu einer nächsten Teilung nötigen Bedingungen gegeben sind, bis endlich die Kernplasmanorm und damit ein Ruhezustand erreicht ist«; und ferner: (Hertwig 1905) »Wird durch den

Teilungsakt die Kernplasmaspannung nicht vollkommen ausgeglichen, so erfolgt sofort eine zweite Teilung, auf diese eventuell eine dritte, vierte usw., bis die normale Kernplasmarelation erreicht ist. So erklären sich die Erscheinungen des Furchungsprozesses. Zu Beginn derselben ist eine hochgradige Kernplasmaspannung, ein enormes Mißverhältnis von Kern- und Protoplasmamasse vorhanden. Wenn nun auch mit jeder Teilung das Kernmaterial ungefähr auf das Doppelte seiner an Beginn der Teilung vorhandenen Masse heranwächst, so bedarf es doch zahlreicher aufeinanderfolgender Teilungen, ehe das Mißverhältnis von Kern und Plasma ausgeglichen und damit das Ende des Furchungsprozesses erreicht wird. Soll die Zelle sich dann noch weiter teilen, so bedarf sie des Wachstums durch Ernährung.«

Beim befruchteten *Sycon*-Ei wird nun die enorme Kernplasmaspannung nicht durch rasch aufeinanderfolgende Teilungen herabgesetzt, sondern es tritt hier ein andrer Regulationsvorgang zur Herstellung der Kernplasmanorm ein, der Furchungskern beginnt enorm zu wachsen.

Durch dieses Wachstum wird die Kernplasmaspannung ausgeglichen, ja es ist sogar denkbar, daß dieses Wachstum eine Verschiebung der Kernplasmarelation zugunsten des Kerns bedingt, so daß sich jetzt eine Kernplasmaspannung, aber dieses Mal zugunsten des Kerns ausbildet.

Die Eifurchung bei *Sycon* wäre demnach nicht auf eine von der ersten Teilung herrührende Kernplasmaspannung zuungunsten des Kerns zurückzuführen, sondern auf eine zugunsten des gewachsenen Kerns entstandene Störung der Kernplasmanorm. Das Wachstum des Kerns nach der ersten Furchungsteilung (dieselben Wachstumsbilder finden sich auch nach der zweiten und dritten Teilung) wäre demnach wenigstens in seiner letzten Phase aufzufassen als ein Teilungswachstum des Kerns, das den auslösenden Reiz für die nächste Teilung abgäbe.

Jede einzelne Furchungsteilung der ersten Teilnngsstadien zeigt demnach eine große Übereinstimmung mit der Teilung der Infusorien, bei denen nach Hertwig der Reiz für die Teilung gegeben ist durch das plötzlich einsetzende starke Teilungswachstum des Kerns.

Vielleicht weist diese Tatsache auf die phylogenetisch tiefe Stellung der Spongien hin, deren Furchung eine Zwischenstellung einnimmt zwischen den Teilungserscheinungen der Protozoen und der Furchung der Metazoen. Denn einerseits entwickelt sich das befruchtete Schwammei durch viele aufeinanderfolgende Teilungen zu einer

zweiblätterigen Planulalarve, wie sie sich auch sonst bei Coelenteraten findet — wenn auch ihre weitere Entwicklung nicht mit der einer Metazoengastrula zu vergleichen ist. Andrerseits aber findet sich zwischen den einzelnen Furchungsteilungen ein enormes Chromatinwachstum, das man dem Teilungswachstum des Infusorienkerns vergleichen kann.

Die Furchung des *Sycon*-Eies erfolgt demnach nicht durch schnell aufeinanderfolgende Teilungschritte, sondern der Impuls zu jeder neuen Furchungsteilung wird durch ein zwischen jeder Furchungsteilung liegendes Teilungswachstum des Furchungskerns gegeben.

d) Perinucleäre Strahlungen.

Im Anschluß an diese Kernverhältnisse seien noch die während des Wachstums der Furchungskerne auftretenden Plasmastrukturen in Gestalt wundervoller Strahlungserscheinungen um den Kern geschildert. Gleich hier sei auf die Wahrscheinlichkeit der Abhängigkeit dieses Phänomens von der Kernvergrößerung verwiesen. Wir haben dabei zwei Gruppen von Erscheinungen auseinanderzuhalten:

1. Infolge der Vergrößerung des Kerns, die zurückzuführen ist auf die Aufnahme großer Mengen von Flüssigkeit aus dem Plasma (siehe z. B. die Fig. 85—93 und 94—99, Taf. XIV), bildet sich eine deutliche, allseitig um den oder die Kerne radiär verlaufende Strahlung aus, die bei Sistierung des Kernwachstums wieder schwindet.
2. Hand in Hand mit dieser Kernvergrößerung geht das Chromatinwachstum. Daher liegt die Vermutung nahe, daß es vielleicht in kausalem Zusammenhang mit dieser Kernvergrößerung und indirekt auch mit der Plasmastrahlung steht.

ad 1. Wie erwähnt, gehen die Strahlungsphänomene von der ganzen Kernoberfläche aus, sind also vollkommen unabhängig von einem bestimmt lokalisierten Körper (Centrosom). Für die Ausbildung der Strahlung ist es ganz gleichgültig, ob sich ein oder mehrere wachsende Kerne im Ei vorfinden. *Demgemäß verläuft das Strahlungsphänomen* — sowohl während der Oocytenentwicklung, wo sich nur das Keimbläschen im Ei findet (Fig. 49—52, Taf. XII), wie während der Befruchtung, wo sich in der Regel zwei (Fig. 77 und 78), in vielen Fällen aber auch drei und mehr Kerne finden (Fig. 82 und 83, Taf. XIII), als auch während der Furchung, wo sich sowohl ein

als auch sehr viele (bis neun) Kerne finden können —, vollkommen gleich, weshalb wir die Strahlungserscheinungen dieser drei Perioden gemeinsam betrachten wollen.

Bei Ausbildung der Strahlung findet sich zuerst ein schmaler heller Saum um den Kern (Fig. 49, Taf. XII), dessen Chromatin eben zu wachsen beginnt. Gleichzeitig wächst auch der Kern ganz bedeutend. Diese Kernvergrößerung ist in ihren einzelnen Etappen bei den Oocyten wegen der individuellen Schwankungen der Zell- und Kerngröße schwer zu demonstrieren. Immerhin zeigt ein Vergleich der Fig. 47, 48 mit den Fig. 49—52 und 53—55 ein beträchtliches Wachstum des Keimbläschens. Eine ganz enorme Kernvergrößerung findet sich aber während der Furchungsstadien. So erfährt der Furchungskern nach den Fig. 85—93 und 94—99 (Taf. XIV) eine sicherlich mehr als hundertfache Volumvergrößerung. Hand in Hand mit diesem Kernwachstum wird auch die perinucleäre Strahlung deutlicher und erstreckt sich etwa über die Hälfte des den Kern umgebenden Plasmamantels (Fig. 50 und 51, Taf. XII). Gleichzeitig werden die aus dem Kern ausgestoßenen Chromidien bzw. ihre Zerfallsprodukte peripherwärts verlagert, so daß sich in Fig. 50 nur noch wenige, in Fig. 51, Taf. XII aber gar keine Granula innerhalb der strahlig anangeordneten Plasmazone finden. Der Höhepunkt der Strahlung fällt mit der Ausbildung des größten Kernvolums und gleichzeitig mit der höchsten Chromatinmenge zusammen (Fig. 52, Taf. XII). Fast zwei Drittel der Plasmazone weist radiär um den Kern eingestellte Strahlen auf. In Fig. 52 greift die den Kern umgebende körnchenfreie Plasmasonne protuberanzenartig in die peripher verlagerte Körnchenzone ein.

Im Prinzip ganz die gleichen Erscheinungen finden sich auch bei dem Wachstum der Vorkerne (Fig. 75—78 und 82—83, Taf. XIII) sowie besonders deutlich bei der Vergrößerung der Furchungskerne (Fig. 85—86, 91—93 und 94—99). Erst gering ausgebildete Strahlung (Fig. 75, Taf. XIII und Fig. 85—86, 94—95, Taf. XIV) mit Vergrößerung des Kerns, dann Zunahme der wundervollen Strahlung bis auf zwei Drittel des gesamten Eies. Hierbei periphere Verlagerung der im Plasma suspendierten Granula (Fig. 78, 82—83, Taf. XIII und Fig. 91—93 und 98—99, Taf. XIV).

Strahlungserscheinungen um die Kerne tierischer Eier oder mit diesen direkt vergleichbare Phänomene sind schon seit langem bekannt. So hat schon Bütschli (74) gefunden: »daß man um die in Diastole begriffene kontraktile Vacuole der großen *Amoiba terricola*

eine sehr schöne und feine, allseitig radiäre Strahlung im Plasma beobachtet. ...« »Da die letzterwähnte Strahlung nur während des Wachsens der Vacuole besteht, d. h. während die Vacuole aus dem umgebenden Plasma Wasser anzieht, so folgerte ich, daß die Strahlung ein optischer Ausdruck dieses Vorganges sei«. Später macht BÜTSCHLI (92) darauf aufmerksam: »daß der Kern auch für sich die Ausbildung eines zu ihm centrierten Strahlensystems hervorrufen kann« ... »Ich verweise in dieser Beziehung namentlich auf die von mir selbst kontrollierten Beobachtungen SCHEWIAKOFFS (1887) über die Teilung der *Euglypha*. Hier tritt um den Kern, während er in das Knäuelstadium übergeht, eine allseitige regelmäßige Strahlung auf, welche nichts mit den beiden Polstrahlungen zu tun hat, die erst viel später, nachdem erstere wieder geschwunden ist, zur Entwicklung kommen. Es ist nun sehr bezeichnend, daß der Kern während des Bestehens dieser Strahlung sein Volumen um das zwei- bis dreifache vergrößert, also eine ansehnliche Quantität Flüssigkeit aus dem umgebenden Plasma aufnimmt«. BÜTSCHLI (92) hat ferner das Verdienst, diese Strahlungserscheinungen künstlich an der Oberfläche von in Ölseifenschaumtropfen eingeschlossenen Vacuolen nachgeahmt zu haben. »... An gut geratenen Präparaten bemerkt man über die ganze freie Oberfläche des Tropfens eine feine, radiär zur Oberfläche gerichtete Strahlenzeichnung, welche mehr oder weniger tief, manchmal sogar recht tief in den Schaumtropfen eindringt. Besonders schön tritt die Strahlung häufig um größere Vacuolen des Innern auf und erreicht dann nicht selten eine dem Vacuolendurchmesser gleichkommende Ausdehnung. Genauere mikroskopische Untersuchung dieses Strahlenphänomens ergibt, daß es auf einer mehr oder weniger ausgesprochenen radiären Hintereinanderreihung der Maschen oder Waben beruht«. ... »Schon die Bedingungen, unter welchen diese Strahlenzeichnung vornehmlich auftritt, weisen daraufhin, daß bei ihrer Entstehung Diffussionsströme eine Rolle spielen. Genaueres über die Art, wie der Einfluß der Diffussion sich dabei äußert, vermag ich zwar nicht mitzuteilen; doch scheint mir, wie gesagt, sicher, daß die Diffussion zwischen dem Inhalt der Waben und der Umgebung oder dem Inhalt größerer Vacuolen dabei das Primum moveus ist«. ... Würde es zu ermöglichen sein, in die Schaumtropfen Partikel einer stark wasseranziehenden Substanz einzuführen, so glaube ich, daß das Strahlenphänomen noch viel schöner hervortreten würde.«

Bei Annahme eines wabigen Baues des Protoplasma, wie er

von BÜTSCHLI und RHUMBLER wahrscheinlich gemacht ist, könnte man sich diese Strahlungsphänomene folgendermaßen erklären. Durch die Flüssigkeitsaufnahme von seiten des Kerns wird den den Kern umgebenden Waben Enchylem (d. h. flüssiger Wabeninhalt) entzogen. Durch die Diffusion dieser Wabenflüssigkeit entsteht einerseits eine partielle Verdichtung der Wabenwände, die zu einer radiärstrahligen Anordnung der verdichteten Hyaloplasmawände führt (siehe das Schema RHUMBLERS 03). Andrerseits werden durch diese Verdichtung Enchylematröpfchen — soweit sie nicht in den Kern hineindiffundiert sind — »ebenso wie vielfach die Dottereinlagerungen von Sphäre und Kern hinweg nach der Zellperipherie gedrängt werden«. (RHUMBLER 00: Präzise Begründung ist im Original nachzulesen.)

Dementsprechend wandern auch bei unserm Strahlungsphänomen die Protoplasmakörnchen von der Stelle des höheren Druckes (der verdichteten Wabenzone um den Kern) nach der Stelle niederen Druckes peripherwärts, genau wie das von RHUMBLER (00) angeführte Experiment mit den Dotterkörnchen des Hühnereiweißes zeigt.

Da die Größe der Druckdifferenz an den beiden Enden eines in die Druckrichtung bzw. in den durch den Druck hervorgerufenen Strömungsverlauf eingestellten Körpers zunimmt mit seiner Größe, so werden nach RHUMBLER die größeren Körner zuerst und am weitesten peripher verlagert, eine Annahme, die sich sehr gut mit unsern Beobachtungen deckt (siehe z. B. Fig. 50 und 52; 82—83; 91—92 und 98—99). Hierbei ist noch zu berücksichtigen, daß größere Körner eine »relativ« kleinere Oberfläche und damit eine »relativ« geringere Reibung haben als kleinere Körnchen.

Um den Kern herum findet sich also eine verdichtete Zone radiär angeordneter Hyaloplasmawände vor. Trotz dieser Verdichtung erscheint aber die den Kern unmittelbar umgebende Zone heller als die periphere Zone (Fig. 49—52, Taf. XII; 82—83, Taf. XIII und 86—99, Taf. XIV). Dieser scheinbare Widerspruch löst sich auf, wenn wir bedenken, daß die peripher verlagerten Körnchenmassen sich herleiten von den stärker als das Plasma färbbaren Chromidien und deren Zerfallsprodukten. Die dunkle Färbung der peripheren Zellage beruht also nicht auf einer Verdichtung der Hyaloplasmawände, sondern nur, wie die Präparate beweisen, auf dem starken Tinktionsvermögen der peripher verlagerten Körnchenmassen, die in den reichlichen Enchylemtröpfchen der Peripherie suspendiert sind.

Im Gegensatz zu diesen Anschauungen, die auf der Annahme einer wabigen Struktur des Protoplasmas basieren, könnten nach

Fischer (99) die perinucleären Strahlungen auch Selbststrahlungen des Kerns sein, dadurch hervorgerufen, daß aus dem Kern irgend ein Stoff allseitig hervordringt, der mit cytoplasmatischen Stoffen unlösliche Verbindungen eingeht«. Letztere Annahme läßt das besonders während der Furchungsstadien beobachtete enorme Wachstum der Kerne (Fig. 85—93 und 94—99) unerklärt.

Hier erübrigt es noch, darauf hinzuweisen, daß sich Angaben über die ältere Literatur der Strahlungserscheinungen bei Bütschli (92) S. 162, über die neuere Literatur bei Popoff (08) S. 367 finden. Erwähnt sei ferner, daß bereits Fiedler (88) und Maas (99) bei Schwämmen Strahlungserscheinungen um den Kern beschrieben und abgebildet haben.

ad 2. Wollen wir uns über die Ursachen der Kernvergrößerung klar werden, so können wir nur ganz allgemein sagen, daß während des Kernwachstums die Kernsubstanzen stärker osmotisch zu sein scheinen — vorausgesetzt, daß die Kernmembran überhaupt eine semipermeable Membran ist. Die osmotisch wirksame Substanz innerhalb des Kerns kann in diesem Fall nicht das Chromatin sein, da dieses nach den Untersuchungen von Kossel ein Nucleoproteid, also ein osmotisch indifferentes Colloid ist. Deshalb sind wir gezwungen, bei der Annahme, daß die Kernmembran eine permeable Membran ist, gleichfalls anzunehmen, daß reichliche Mengen kristalloider Stoffe im Kern vorhanden sind, durch deren Vermehrung die Kernvergrößerung erfolgt.

Wenn wir bedenken, daß neben diesem Kernwachstum gleichzeitig ein starkes Chromatinwachstum einhergeht, so ist es nicht ganz unwahrscheinlich, einen Zusammenhang zwischen den eine starke osmotische Valenz zeigenden kristalloiden Körpern des Kerns und dem wachsenden Chromatin zu vermuten, derart, daß man vielleicht annehmen könnte, daß sich die im Kern vorhandenen Kristalloide vermehren und sich zuerst teilweise, dann aber zum großen Teil am Aufbau des Chromatins beteiligen. Wenn diese Kristalloide beim Chromatinwachstum verbraucht sind, hört die Imbibitionsfähigkeit des Kerns auf. In dieser Weise könnte man die Gleichzeitigkeit von Kernvergrößerung und Chromatinwachstum zu verstehen suchen.

Da aber die Kernmembran ihrer Natur nach unbekannt, ja wahrscheinlich keine permeable Membran ist, sondern nach den Untersuchungen von Albrecht (03) »vorwiegend aus den im Kern eingeschlossenen »myolinogenen«, hauptsächlich lipoiden Stoffen besteht«,

so können wir uns über die Art und Weise der Inbibitionsfähigkeiten der Kernsubstanzen, die zu dem beschriebenen Übertritt von Enchylem aus dem Plasma in den Kern führen, keine Vorstellung machen.

Literaturverzeichnis.

Boveri, Th. (88). Zellenstudien. Heft 2. Jena.
—— (01). Zellenstudien. Heft 4. Jena.
Born, G. (94). Die Struktur des Keimbläschens im Ovarialei von Triton taen. Arch. mikr. Anat. Bd. 43.
Bütschli, O. (76). Studien über die ersten Entwickelungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Konjugation der Infusorien. Abh. der Senckenberg. naturf. Gesellsch. Bd. 10.
—— (92). Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig.
Calkins, G. N. (95). The spermatogenesis of lumbricus. Journ. of Morph. V. 11.
Della Valle, P. (07). Osservazioni di tetradi in cellule somatiche. Affi della R. Accademia della sienze fis. e mat. di Napoli. Vol. 13.
Fick, R. (05). Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung. Arch. f. Anat. u. Physiologie.
—— (07). Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln. Ergebnisse der Anat. u. Entwicklsg.
Fiedler, C. A. (88). Über Ei- und Spermabildung bei Spongilla fluv. Z. f. w. Z. Bd. 48.
Fischer, A. (99). Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasma. Jena.
Goldschmidt, R. (02). Unters. über Eireifung, Befruchtung u. Zellteilung bei Polystomum. Z. f. w. Z. Bd. 71.
—— (04). Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb., Abt. Anat. Bd. 21.
—— (05). Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwickelung des Zoogonus mirus Los. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 21.
Görich, W. (03). Zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Poriferen und Coelenteraten nebst Bemerkungen über die Ovogenese der ersteren. Dissertation Marburg.
Götte, A. (84). Über die Entwickelung der Spongillen. Zool. Anz. VII. Jahrg.
—— (86). Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte von Spongilla fluviatitis. 3. Heft der Abh. zur Entwickelungsgeschichte der Tiere. Hamburg und Leipzig.
Guyer (00). Spermatogenesis of normal and hybrid pigeons. Chicago.
Häckel, E. (72). Biologie der Kalkschwämme. Berlin.
Häcker, V. (92). Die Eibildung bei Cyclops und Canthocamptus. Zool. Jahrb. Bd. 5.
—— (95). Die Vorstadien der Eireifung und zusammenfassende Untersuchungen über die Bildung der Vierergruppen und das Verhalten der Keimbläschennucleolen. Arch. mikrosk. Anat. Bd. 45.
—— (00). Mitosen im Gefolge amitosenähnlicher Vorgänge. Anat. Anz. Bd. 17
—— (04). Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Zool. Jahrb. Suppl. VII.

Hertwig, R. (95). Über Centrosoma nnd Centralspindel. Sitzber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. München.
—— (98). Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichh. Abh. d. kgl. bayr. Akad. der Wiss. Kl. II. Bd. 19. Abt. III.
—— (03). Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma (Lehmann). München.
—— (05). Uber das Problem der sexuellen Differenzierung. Verh. d. zool. Ges. 15. Vers.
—— (07). Über den Chromidialapparat und den Dualismus der Kernsubstanzen. Sitzungsbericht der Ges. für Morph. u. Phys. München.
—— (08). Über neue Probleme der Zellenlehre. Arch. f. Zellforsch. 1. Bd.
His (98 u. 99). Studien am Salmonidenkeim. Abh. d. sächs. Gesellschaft.
Jordan (93). The habits and Developement of the Newt. Journ. of Morph. Bd. 8.
Jörgensen (08). Untersuchungen über die Eibildung bei Nephelis. Arch. f. Zellf. Bd. 1.
Kölliker (64). Icones histologicae.
Lieberkühn (56). Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Spongillen. Müllers Archiv für Anat. u. Physiol.
—— (59). Neue Beiträge zur Anatomie der Spongien. Arch. f. Anat. u. Physiol.
Maas, O. (90). Über die Entwicklung des Süßwasserschwammes. Z. f. w. Z. Bd. 50.
—— (93). Über die erste Differenzierung von Generations- und Somazellen bei den Spongien. Verh. d. deutsch. zool. Gesellsch.
—— (99). Über Reifung und Befruchtung bei Spongien. Anat. Anz. Bd. 16.
—— (00). Die Weiterentwicklung der Syconen nach der Metamorphose. Z. f. w. Z. Bd. 67.
Matscheck, H. (09). Zur Kenntnis der Eireifung und Eiablage bei Copepoden. Zool. Anz. Bd. 34.
Meves, Fr. (95). Über eigentümliche mitotische Prozesse in jungen Oocyten von Salamandra maculosa. Anat. Anz. Bd. 10.
Minchin, E. A. (98). Materials for a Monograph of the Ascons. I. Quart. Journ. of mikrosk. science New. ser. Vol. 40.
—— (08). Materials for a Monograph of the Ascon. II. Quart. Journ. of mikrosk. Sc. Vol. 52.
Montgomery, Th. H. (01). A study of the chromosomes of the germ cells of Metazoa. Trans. Amer. phil. Soc. Vol. 20.
Popoff, M. (07). Eibildung bei Paludina und Chromidien bei Paludina u. Helix usw. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 70.
—— (08). Experimentelle Zellstudien. Arch. f. Zellforsch. Bd. 1.
—— (08). Über das Vorhandensein von Tetradenchromosomen in den Leberzellen von Paludina vivipara. Biol. Centralbl. Bd. 28.
Prandtl, H. (06). Die Konjugation von Didinium nasutum. Arch. f. Protistenk. Bd. 7.
Rückert, J. (92). Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeis der Selachier. Anat. Anz. Bd. 7.
Reichenow, F. (08). Die Rückbildungserscheinungen am Anurendarm während der Metamorphose und ihre Bedeutung für die Zellforschung. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 72.

RHUMBLER, L. (03). Mechanische Erklärung der Ähnlichkeit zwisch. magnetischen Kraftliniensystemen und Zellteilungsfiguren. Arch. f. Entwicklnngsmechanik. Bd. 16.

—— (99). Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 9.

SCHAUDINN, FR. (03). Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. Arb. aus d. Kais. Gesundheitsamt. Bd. 19.

SCHEWIAKOFF, W. (87). Über die karyokinetische Kernteilung der Euglypha alveolata. Morphol. Jahrb. Bd. 13.

SCHULZE, F. E. (75). Über den Bau und die Entwicklung von Sycandra raph. Z. f. w. Z. Suppl. zu Bd. 25.

SELENKA, G. (81). Über eine eigentümliche Art der Kernmetamorphose. Biol. Centr. Bd. 1.

SWARZEWSKY, B. (08). Über die Fortpflanzungserscheinungen bei Arcella vulgaris. Arch. f. Protistenkunde. Bd. 12.

VEJDOVSKY, F. (07). Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung. Königl. Böhm. Gesellsch. d. Wissensch. in Prag.

WINIWARTER, V. (00). Recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des Mammifères (lapin et homme). Arch. de Biol. Tome XVII.

WOLTERECK, R. (98). Zur Bildung und Entwicklung des Ostracodeneis. Z. f. w. Z. Bd. 64.

Tafelerklärungen.

Alle Figuren bei angegebener Vergrößerung auf Objekttischhöhe projiziert. LEITZ 2 mm Apochromat u. Compensationsocnlare.

Tafel XI
der Oogonien und jungen Oocyten.

Fig. 1—8. Mesodermzellen in mitotischer Teilung. Vergr. 2250.

Fig. 1. Rnhende Mesodermzelle.

Fig. 2 u. 3. Mit aufgehelltem bläschenförmigen Kern und zahlreichen Chromatingranula.

Fig. 4. Spirem.

Fig. 5. Segmentierter Fadenknäuel.

Fig. 6. Mitose einer Mesodermzelle.

Fig. 7 u. 8. Mitosen herangewachsener Mesodermzellen, die infolge ihrer Separierung vom mesodermalen Syncytinm — wie auch Fig. 3 — möglicherweise sich zu Oogonien umbilden.

Fig. 9—20. Oogonien erster Ordnung. Vergr. 2250.

Fig. 9. Jüngste Oogonie mit Ruhekern.

Fig. 10. Desgleichen mit Spirem.

Fig. 11. Segmentierter Fadenknänel.

Fig. 12. Durch Konjugation — jedenfalls je zweier Chromosome — entstandene Tetraden. Bei einer Normalzahl von 16 finden sich 8 Tetraden.

Fig. 13. Mitotische Teilnng der Oogonien erster Ordnung.

Fig. 14. Die 8 Muttertetraden der Fig. 12 in 16 Tochtertetraden geteilt und in Polansicht zählbar.

Fig. 15, 16, 17. Je acht Tochtertetraden wandern in je eine Tochteroogonie (zweiter Ordnung).

Fig. 18. Verschmelzung der Tochterchromosome. Unten rechts zwischen Geißelzellen steckendes Pseudopod, den zurückgelegten Weg durch das Geißelepithel während der Teilung zeigend.

Fig. 19. Fast vollendete Oogonienteilung innerhalb des Geißelkammerlumens. Deutliche Verbindungsfasern.

Fig. 20. Junge Tochteroogonien (zweiter Ordnung). Die untere mit Pseudopod znm Zurückkriechen hinter das Geißelepithel.

Fig. 21—31. Teilung der Oogonien zweiter Ordnung.
Vergr. 2250.

Fig. 21. Rekonstruktion der Oogonientochterkerne. Die obere Zelle mit Pseudopod zum Zurückwandern hinter das Geißelepithel.

Fig. 22. Tochteroogonie mit Ruhekern (wie Fig. 9).

Fig. 23. Spirem, scheinbar einheitlich (wie Fig. 10).

Fig. 24. Segmentiertes Spirem (wie Fig. 11).

Fig. 25. Acht — aus Konjugation je zweier? Chromosome entstandene — Tetraden (wie Fig. 12).

Fig. 26. Junge Spindel mit Centrosomen und unregelmäßiger Äquatorialplatte mit noch ungeteilten Tetraden.

Fig. 27. Typische Spindel mit säulenartigen Chromosomen, die eine quere Einschnürung zeigen (wie Fig. 13).

Fig. 28. Die in 16 Tochtertetraden geteilten 8 Muttertetraden von oben, gut zählbar (wie Fig. 14).

Fig. 29 und 30. Auseinanderrücken von je acht Tochtertetraden in je eine Tochterzelle (wie Fig. 15—18).

Fig. 31. Einschnüren der Teilungsfurche. Verklumpen der Chromosome: Deutliche Centralspindel wie auch in Fig. 29 und 30.

Fig. 32—43. Junge Oocyten.
Vergr. 2250.

Fig. 32. Rnhende junge Oocyte, soeben aus der Teilung hervorgegangen.

Fig. 33 und 34. Leptotänstadium.

Fig. 35. Beginn der polaren Anordnung des Chromatinfadens. Dieser noch einheitlich.

Fig. 36. Beginn der Segmentiernng des Fadens (rechts).

Fig. 37. Typisches Bukettstadium ohne Chromidien.

Fig. 38. Typisches Bukettstadium ohne Chromidien. Die jedenfalls in Achtzahl vorhandenen Chromatinschleifen zeigen teilweise einen Querspalt.

Fig. 39. Durch die Fixation akzentuiertes »Synapsisstadium«.

Fig. 40. Typisches Bukettstadium mit zahlreichen Chromidien, die wahrscheinlich? aus dem Kern ausgestoßen wurden.

Fig. 41. Auflösung des Bukettstadiums. Wanderung der Chromidien, die unter Aufquellen farbloser werden.

Fig. 42. Die Chromosome haben sich zu einem mit Chromatingranula (Chromomeren) überhäuften Reticulum aufgelöst. Die polare Anordnnng des

Bukettstadiums in der einseitigen Ansbildung des Reticulums noch erhalten. Weitere Verarbeitung der Chromidien.

Fig. 43. Oocyte mit reticulärem Kern, fast aufgearbeiteten Chromidien zu Beginn der Wachstumsperiode.

Fig. 44—46. Oocyten der Wachstumsperiode von *Sycandra setosa.*
Vergr. 1080.

Fig. 44. Stark amöboide Eizelle mit halb gefressener Nährzelle. Die Chromidien im Innern der Eizelle rühren wie in Fig. 45 jedenfalls von den Kernen gefressener Zellen her.

Fig. 45. Ähnliches Stadium mit besonders schön ausgeprägtem Kernreticulum, das zeigt, wie während der Wachstumsperiode des Eis das Kernnetz den netzigen, mit regellosen Chromatinbrocken übersäten Charakter der Fig. 43 beibehält.

Fig. 46. Die ganze Zelle ein langes Pseudopod.

Tafel XII
der Oocyten am Ende ihres Wachstums, und die erste Reifungsteilung.
Vergr. 1080.

Fig. 47—52. Völlige Zerstäubung und allmähliches Wiederanwachsen des Chromatins. Austritt von Chromidien aus dem Kern und ihre Wanderung an die Zellperipherie bei gleichzeitiger Autlösung. Wachstum des Kerns und Auftreten einer perinucleären Strahlung.

Fig. 47. Chromatin des Kerns scheinbar völlig zerstäubt. Der Kern ist nur noch von einem verwaschenen achromatischen Netzwerk durchzogen. Zahlreiche Chromidialwürste im Plasma, der Kernperipherie dicht anliegend und teilweise in den Kern hinein verfolgbar. Oben Zerfall der wurstförmigen Chromidien. Links Aufnahme einer Nährzelle, deren Kern bereits degeneriert ist.

Fig. 48. Beginn des Chromatinwachstums: zahlreiche feinste Chromatingranula erscheinen auf dem achromatischen Kernreticulum. Tropfenförmige Chromidien, die Kernmembran dicht besetzend. Abwandern andrer Chromidien, die ihrem Zerfall entgegengehen und schon teilweise in einer dunklen Plasmainsel liegen.

Fig. 49. Anschießen zahlreicher Chromatingranula auf dem jetzt schärfer markierten achromatischen Netzwerk. Zahlreiche Chromidien an der Kernmembran. Periphere Wanderung und Zerfall der übrigen Chromidien. Beginn der Kernstrahlung in Gestalt einer den Kern umgebenden hellen Zone.

Fig. 50. Ausbildung von lockeren, aber doch schon individnalisierten Chromatinfäden. Zahlreiche sekundäre Nucleolen im Kern, wie auch in Fig. 51 nnd 52. Kernmembran frei von Chromidien. Diese alle peripher verlagert infolge der jetzt mächtig sich entwickelnden perinucleären Strahlung. Oben Anfnahme einer Nährzelle. Rechts unten große kugelförmige Chromidien, von den Kernen gefressener Zellen herrührend. Weiterer Zerfall der Chromidien.

Fig. 51. Kern mit scharf begrenzten und kompakten, jedoch unregelmäßigen Chromatinzügen, die an einigen Stellen eine Längsspaltung des Fadens vortäuschen. Die Strahlungszone um den Kern chromidienfrei. Unten: körniger Zerfall der Chromidien.

Fig. 52 und 52a. Kern in höchster Ausbildung des teilweise immer noch unregelmäßigen Chromatinfadens. Neben dem Hauptnucleolus zahlreiche interimistische kleine Nucleolen. Höchste Ausbildung der protuberanzenartig in das körnige periphere Plasma vorschießenden Strahlung um den Kern. Körniger Untergang der peripher verlagerten Chromidien.

Fig. 53—55. Vereinigung des Chromatins auf erst zahlreiche, dann immer weniger werdende Konzentrationspunkte. Zweite Chromatindegeneration: Von den Chromatinballen schmilzt Chromatin ab. Große Mengen degenerierenden Chromatins am Nucleolus. Wolken von degenerativem Chromatin durchziehen den Kern. Periphere Wanderung des Kerns.

Fig. 53 und 53a. Das bisher — wenn auch auf unregelmäßigen Chromatinfäden — verteilte Chromatin zieht sich auf zahlreiche Punkte zusammen. Dabei werden große Teile des achromatischen Reticulums frei. Gleichzeitig ist der Kern peripher gewandert. Rechts Aufnahme einer Nährzelle, deren Kernmembran schon halb aufgelöst ist. Die perinucleäre Strahlung verschwunden.

Fig. 54 und 54a. Weitere Konzentration der globulitischen Chromatinbrocken. Feinstes achromatisches Netzwerk. Das Chromidium oben links, vom Kern einer Nährzelle herrührend. Degenerierendes Chromatin am Nucleolus.

Fig. 55, 55a und 55b. Weiteres Abschmelzen von Chromatin von den globulitischen Chromatinballen, so daß schließlich nur die kleinen Reifungstetraden zurückbleiben. Wolken degenerierenden Chromatins durchziehen den Kern. Massen von degenerierendem Chromatin am Nucleolus. Der Kern scheint an Volum abzunehmen, vielleicht infolge Flüssigkeitsabgabe direkt nach außen durch die dünne Plasmaschicht hindurch. Nachstürzen des Protoplasmas, so daß um den Kern eine protuberanzenartige Strahlung — diesmal aber von verdichteten Plasma — bemerkbar ist.

Fig. 56—62. Erste Richtungsspindel und ihre Wanderung vom Eicentrum nach dem Eipol.

Fig. 56. Erste Richtungsspindel, deren Längsachse mit der Eilängsachse zusammenfällt. Acht Muttertetraden in Fig. 56a bei 2250fach. Vergr. dargestellt. Spindel zuckerhut- resp. zeppelinförmig. Am unteren Pol ein Diplosom.

Fig. 57. Die Spindel auf ihrer Wanderung schräg zur Eilängsachse gestellt. Die acht Muttertetraden in Fig. 57a stark vergrößert dargestellt.

Fig. 58. Die Spindel um 45° zur Eilängsachse geneigt. Das Diplosom geht bei dieser Wanderung voran? Teilung der 8 Muttertetraden in 16 Tochtertetraden, die in Fig. 58a bei 2250fach. Vergr. sichtbar sind.

Fig. 59. Spindel am Eipol angekommen hat ihre Wanderung und Drehung um 90° vollendet. Die Tochterplatten auseinandergerückt, wobei die Chromosome vorübergehend zu hellen Bläschen aufquellen. Centrale Verdickung der Spindelfasern. Rechts Richtungskörperpol mit Centrosom. Links Diplosom, wahscheinlich im Ei zurückbleibend.

Fig. 60 und 61. Die beiden Tochterplatten in Polansicht. Die Tochtertetraden ringförmig angeordnet. Fig. 60 zeigt das Diplosom.

Fig. 62 und 62a. Ausstoßung des ersten Richtungskörpers. Im Ei sind acht Tochtertetraden zurückgeblieben.

Tafel XIII.

Fig. 63—66. Ausstoßung des zweiten Richtungskörpers und Ausbildung des weiblichen Vorkerns. Vergr. 2250.

Fig. 63. Zweite Richtungsspindel. Im Ei bleiben acht Chromatinelemente zurück. Stemmende Wirkung der Verbindungsfasern.

Fig. 64. Ausstoßung des ersten Richtungskörpers. Fächerförmige Zusammenfassung der Verbindnngsfasern.

Fig. 65. »Abgedrehter« zweiter Richtungskörper mit degeneriertem Chromatin. Auftreten einer Kernvacuole und Kernmembran um das im Ei zurückgebliebene Chromatin.

Fig. 66. Völlige Degeneration des zweiten Richtungskörpers. Wachstum des weiblichen Vorkerns. Trennnng von Nucleolus nnd Chromatin. Ausbildung eines achromatischen Reticnlums und allmähliche Verteilung des Chromatins auf dieses Reticulum.

Fig. 67. Eingedrungener Spermakern bei 1080facher Vergrößerung. Kopf des Spermas bläschenförmig angeschwollen. Chromatin in zwei Portionen gesondert, die linke Portion die Kernmembran vorbuchtend. Deutlich sichtbar Mittelstück und Schwanzfaden. Mittelstück ohne Spermastrahlung.

Fig. 68—73. Vorkerne mit bemerkenswerter Ausbildung des Chromatins, das sich in Gestalt zahlreicher Nucleolen anlegt. (= nninucleäre Karyomeriten.)

Fig. 68. Jnnge Vorkerne, noch ganz peripher im Ei gelegen, mit einem großen Hauptnucleolus und wenigen großen Nebennucleolen.

Fig. 69 und 70. Weiteres Auftreten zahlreicher großer Nebennucleolen.

Fig. 71—73. Allmählicher Zerfall der großen Nebennncleolen in immer kleinere bis staubförmige Chromatinkügelchen.

Fig. 74—78. Normale Serie von Vorkernen.

Fig. 74. Junge Vorkerne im Ei, noch peripherwärts gelagert. ♀ Vorkern, durch Verbindungsfasern noch im Zusammenhang mit dem zweiten Richtungskörper.

Fig. 75. Gleichmäßige Ausbreitung nnd gleichmäßiges Wachstum des Chromatins anf dem Kernreticulum. Der männliche Vorkern ist anf allen diesen Stadien (auch schon in Fig. 74) größer als der weibliche.

Fig. 76. Die beiden Vorkerne aneinandergerückt. Höchste Ansbildung der annähernd gleichmäßig dicken Chromatinfäden.

Fig. 77. Hauptnucleolen und feine Verteilung des Chromatins in Körnchenform auf dem Kernreticulum. Plasmastrahlung nm die gewachsenen Kerne.

Fig. 78. Die in den früheren Stadien in die Längsachse des Eis eingestellten Vorkerne haben unmittelbar vor Ansbildung der Furchungsspindel eine Umorientierung erfahren, so daß sie jetzt in die Querachse des Eis eingestellt sind. Die Vorkerne gehören in die Serie der Figuren 68—73. Plasmastrahlung um die Vorkerne.

Fig. 79—83. Fakultative Karyomerenbildung des ♀ nnd ♂ Vorkerns.

Fig. 79. Weiblicher Vorkern normal. Vom männlichen Vorkern hat sich ein Chromatinkomplex abgesondert: vergleichbar dem in Fig. 67 die Kern-

membran links vorbuchtenden Chromatinballen. Um den abgesonderten Chromatinkomplex bildet sich eine helle Zone; Beginn der Kernvacuolenbildung des Teilkerns.

Fig. 80. Männlicher Vorkern normal. In der Nähe des Richtungskörpers ein Karyomer, das von abgesprengteu Chromosomen des weiblichen Vorkerns abzuleiten ist.

Fig. 81. Wanderung dieses vom Eikern stammenden Karyomers in das Centrum des Eis.

Fig. 82 und 83. Vollständig ausgebildete Vorkerne mit herangewachsenem Karyomer. Protoplasmastrahlung und gleichzeitige periphere Verlagerung der Protoplasmakörnchen.

Tafel XIV.

Fig. 84—93. Furchungsteilung und normale Ausbildung der Furchungskerne. Vergr. 1080.

Fig. 84 und 84a. Erste Furchungsteilung mit 16 biskuitförmigen Chromosomen. Links Reste des Kerns und Hauptnucleolus, frei im Plasma liegend.

Fig. 85. Tochterplatten auseinandergerückt. Tiefes Einschneiden der Teilungsfurche. Ausbildung der Verbindungsfasern. Beginn der Strahlung um den Kern. Die Chromosome sind zu wasserhellen Bläschen aufgequollen. Diese sogenannten Karyomeren bilden einen länglichen Furchungskern.

Fig. 86. Die Karyomere sind zu einem gonomeren? Doppelkern verschmolzen. Erstes Auftreten achromatischer Fäden im Furchungskern. Strahlung und periphere Wanderung der Plasmamikrosomen deutlich ausgeprägt.

Erste Periode: Fig. 87, 88, 89 und 90. Auftreten und Wachstum von etwa neun Nucleolen innerhalb des Furchungskerns.

Fig. 87. Die Doppelkerne sind zu je einem einfachen Furchungskern verschmolzen, in dem etwa acht bis neun feinste chromatische Körnchen sichtbar werden.

Fig. 88. Diese wachsen zu Nucleolen heran. Ein Nucleolus liegt außerhalb des Kerns: er ist zurückzuführen auf ein Chromosom, das den Anschluß und die Vereinigung mit dem Furchungskern verpaßt hat.

Fig. 89. Wachstum der Furchungskerne. Ausbildung eines ausgedehnten achromatischen Netzwerks. Wachstum der neun Nucleolen. Rechts ist ein Hauptnucleolus zu bemerken. Viele Nucleolen weisen eine globulitische Oberfläche auf: das Zeichen für den Beginn des Zerfalls dieser Nucleolen in viele kleinere Chromatinkugeln.

Fig. 90. Besonders im rechten Furchungskern sichtbare Vermehrung der Nucleolen, die zurückzuführen ist auf den Zerfall der neun früheren Nucleolen.

Zweite Periode: Fig. 91—93. Allmählicher Zerfall der neun Nucleolen und staubförmige Zerteilung ihrer Substanz auf das Reticulum der Furchungskerne.

Fig. 91. Rechter Blastomerenkern, entstanden aus der Vereinigung zweier Teilkerne. Daher die gegenüber dem linken Kern zu beobachtende Verzögerung im Nucleolenzerfall.

Fig. 92. Weiterer Zerfall der Nucleolen. Der linke Blastomerenkern, soeben verschmolzen, zeigt noch viele Nucleolen. Beide Blastomerenkerne stark angewachsen. Deutlich ausgeprägte Strahlung um die Kerne bei gleichzeitiger peripherer Verlagerung der Plasmakörnchen. Zelle wie in Fig. 91, nach dem Geißelepithel zu abgeplattet. Kern nach dieser Richtung gewandert.

Fig. 93. Alle Nebennucleolen zerfallen: ihre Snbstanz in Gestalt feinster chromatischer Granula auf dem Kernnetz verteilt. In jedem Blastomerenkern Hauptnucleolus.

Fig. 94—100. Karyomerenfurchungskerne.

Fig. 94. Die Chromosome bilden in jeder Blastomere zwei Gruppen von wasserhellen Karyomeren.

Fig. 95. In jeder Blastomere finden sich acht bis neun Karyomeren, von denen eine, besonders große, den Hauptnncleolus zu enthalten scheint. Die übrigen Karyomeren enthalten alle einen Doppelnucleolus = Doppelkaryomerit.

Fig. 96a und 96b. Zwei aufeinanderfolgende Schnitte einer Blastomere mit nenn Karyomeren, die, teilweise herangewachsen, ein dentlich ausgebildetes, achromatisches Gerüst und mehrere Nncleolen aufweisen. Perinncleäre Strahlung und periphere Wanderuug der Plasmakörnchen. Auch hier in Fig. 96b ein durch seine Größe ausgezeichnetes Karyomer, das den Hauptnncleolus enthält.

Fig. 97. Linker Blastomerenkern normal. Am rechten Blastomerenkern liegt ein Karyomer, das den Anschluß an den Hauptkern verpaßt hat. Diese Stadien sind ziemlich häufig.

Fig. 98. Die einzelnen Karyomere bedeutend herangewachsen und teilweise verschmolzen. Zerfall der Nucleolen in Chromatingrannla. Links mittleres — rechts oberes Karyomer mit Hauptnucleolus. (Auf dem Schnitt sind nicht alle Karyomere getroffen.)

Fig. 99. In jeder Blastomere alle Karyomere zu zwei großen Teilkernen verschmolzen. Die Mehrzahl der sekundären Nucleolen auf dem achromatischen Kernreticulum zerstäubt.

Fig. 100. Serie von vier Karyomeren und einem Teilkern aus einer Blastomere. 1—4 zeigt das allmähliche Wachstum eines Karyomers, wobei sein Doppelnucleolus erhalten bleibt. Im Teilkern (5—8) sind noch nachznweisen die vier Paar Nucleolen = (Karyomeriten), deren Karyomeren durch ihre Verschmelzung den Teilkern gebildet haben.

Tafel XV.

Fig. 101—108. Wanderung der Oogonie durch das Geißelepithel in das Geißelkammerlumen während der mitotischen Oogonienteilung. Vergr. 840.

Fig. 101. Die Oogonie bildet zu Beginn ihrer Wanderung in der Verlängerung der Spindelachse ein spitzes Pseudopod, das sich zwischen zwei Geißelzellen hineinzwängt.

Fig. 102. Das in der Spindelachse liegende verbreiterte Pseudopod drängt die Geißelzellen auseinander. Diese erleiden hierbei weitgehende Deformationen.

Fig. 103. Durchbruch der Oogonie mittels eines breiten Pseudopods. Seitliches Ausweichen der Geißelzellen.

Fig. 104. Abrundnng der hindurchtretenden Oogonie. Nachrücken der Geißelzellen von hinten in die beim Durchbruch entstandene Lücke des Geißelepithels.

Fig. 105. Oogonie, innerhalb des Geißelkammerlumens, hängt noch mit spitzen Fortsätzen zwischen den Geißelzellen. Die Lücke der Geißelzellenschicht bereits geschlossen. Bei X deformierte langgepreßte Geißelzellen.

Fig. 106. Oogonienteilung und junge Tochteroogonien innerhalb des Geißelkammerlumens, Lücke im Geißelepithel.

Fig. 107. Liegt die Spindel parallel zum Geißelepithel, so daß die Zelle bei der Teilung keinen Widerstand findet, so ist kein Grund dafür vorhanden, daß die Eizelle das Epithel durchbricht. Sie teilt sich im Mesoderm hinter dem Geißelepithel.

Fig. 108. Oogonien mit Spindel und Pseudopodien, zeigend, daß die Stelle der Ausbildung der Pseudopodien auch unabhängig von der Lage der Spindel sein kann.

Fig. 109—116. Aufnahme von Nährzellen von seiten der ausgewachsenen unreifen Oocyten.

Fig. 109. Bildung einer Vacuole mit Rindenschicht an der Peripherie der fressenden Oocyte. Im Plasma der Nährzelle das charakteristische Chromidium. Chemotaktische Fernwirkung von Freß- auf Nährzelle wahrscheinlich.

Fig. 110. Freßzelle in enger Berührung mit der Nährzelle.

Fig. 111. Das Chromidium wird soeben in den homogenen Schlund (Vacuole) aufgesaugt.

Fig. 112. Das Chromidium der Nährzelle ist in den Schlund aufgenommen; die Nährzelle — vielleicht infolge der Fixierung — von der Freßzelle getrennt.

Fig. 113. Das Chromidium ist hier doppelteilig und kann in der scharf begrenzten Vacuole leicht einen Kern vortäuschen (= Pseudospermakern).

Fig. 114. Chromidium von der Freßzelle aufgenommen, steht noch durch einen schmalen Strang mit der Außenwelt in Verbindung. Die »Nährzelle« ist in diesem Fall nicht gefressen worden, sondern hat sich entfernt: weist aber noch mit zwei Fortsätzen auf den zurückgelegten Weg hin.

Fig. 115. Chromidium aufgenommen. Nährzelle in enger Berührung mit der Freßzelle. Oocytenmembran aufgelöst an dieser Stelle.

Fig. 116. Nährzelle, vollkommen aufgenommen. Chromidium uud Kern im Plasma der Freßzelle.

Fig. 117—119. Ausbildung und Rückbildung der »Ankerpseudopodien«. Vergr. 1080. 1/3 verkleinert.

Fig. 117 (1—4). Allmähliche Ausbildung der faserförmigen Filipodien aus breiten kurzen Lophopodien. Beginn der flächenhaften Ausbreitung der Oocyte.

Fig. 118. Höchste Ausbildung der Filipodien. Die flächenhafte Ausdehnug der Eizelle hat ihren Höhepunkt erreicht.

Fig. 119. Allmähliche Rückbildung der Filipodien, die immer dünner und zarter werden und kurz vor der Ausbildung der Richtungsspindel ganz eingezogen werden. Die Eizelle hat bereits wieder annähernd Kugelgestalt angenommen, wiewohl sie iu einer Ebene (der gezeichneten) immer noch etwas flächenhaft ausgebreitet ist.

A cytological study of the egg of Cumingia with special reference to the history of the chromosomes and the centrosome.

By

H. E. Jordan, Ph. D.

Associate Professor of Anatomy, University of Virginia.

With plates XVI—XVIII.

The material of this investigation, ovarian and free fertilized eggs of the lamellibranch mollusc, *Cumingia tellinoides* (CONRAD), was collected at Woods Hole, Mass. during the summer of 1908. The preservatives used were sublimate-acetic and picro-acetic mixtures, the former giving the better results. Sections were cut at 8 microns, stained with iron-hematoxylin with and without counterstain and studied with a B. and L. 1./12. oil immersion lens and no. 1 ocular. All drawings were made with this combination and a camera lucida. Finer details were studied by aid of a Zeiss 2 m. m. apochromatic oil immersion lens and added free-hand.

The egg of *Cumingia* is peculiarly favorable for experimental embryological research and promises to be more extensively employed in future work. For this reason it seems desirable that both the oögenesis and the cell lineage should be described. This paper represents an attempt to do the former as far as the nature of the material yields definite results[1]).

[1]) A preliminary report giving the main outlines of the oögenesis was made before the American Society of Zoologists at the Baltimore meeting in 1908 — see Science for March 12, 1909.

The more important results of this study, apart from a description of the grosser features of maturation and fertilization, concern the negative evidence respecting the hypotheses of the individuality of the chromosomes and the genetic continuity of the centrosome. *Cumingia* thus differs from the eulamellibranch, *Zirphaea*, described by Griffin ('98) where both the chromosomes and the centrosome are said to retain their identity throughout the oöcyte history.

Chromatin and Chromosomes.

The primary oöcyte at the beginning of the growth period has a nucleus of 3 microns diameter with an achromatic reticulum and a deeply- staining spherical nucleolus (Fig. 1). No mitoses could ever be found in the ovary, hence the oögonial stages must be sought for in the embryo, as perhaps also the synapsis. The attempt, however, would probably be barren of results for, judging from similar stages in the spermatogenesis, the cells would be far too minute for accurate observations.

Accordingly, the study of one of the most interesting and important problems of germ-cell history; namely, the method of chromosome reduction, is practically impossible in the case of *Cumingia.* Nor does the matter appear much better with *Zirphaea* or even *Thallasema* (a gephyrean described in the same paper), or any egg in which synapsis cannot be definitely observed following the last oögonial mitosis and resulting in bivalent chromosomes which can be traced through the growth period into the first polar spindle. The important fact at this stage is the complete absence of chromosomes as such (chromatic bodies) or even of extra-nucleolar basichromatin in the germinal vesicle.

A slightly later stage (Fig. 2) differs from the former only in size and the presence of several chromatic masses (exclusive of the nucleolus) in the nucleus. At a still later stage (Fig. 3) the nuclear reticulum contains a number of longer and shorter chromatic bodies wich now appear for the most part rod-like anb arranged in pairs. Similar appearances in various forms have been regarded as indicating a side to side union of chromosomes. If one accepted the generalization of the Schreiners that synapsis invariably takes place by side to sidc union, this might be interpreted as parasynapsis. Meves ('08) however, has pointed out that this generalization rests upon faulty evidence obtained in part from an incorrect seriation of stages in the

spermatogenesis of *Myxine*, and that the spireme in the late prophase of somatic mitoses (salamander) is also split so as to give the appearance of a parallel arrangement of threads. Goldschmidt ('08) also has expressed his scepticism regarding parasynapsis and points out the fact that similar appearances are seen in the germ-cells of parthenogenetic forms where there is no reduction. Since the number of these paired rods is approximately equal to the reduced number of chromosomes, synapsis may here perhaps be interpreted as a transverse segmentation of a longitudinally split spireme into half the somatic number, or as telosynapsis. But whatever the mode of synapsis, due to the subsequent history of the chromatic bodies (chromosomes?), it would still be impossible to make any definite statement respecting the order and significance of the maturation divisions in *Cumingia*. All that can be said is that the material from which the chromosomes will be formed has now appeared scattered through the germinal vesicle in the shape of chromatic masses frequently seen in pairs. During subsequent early stages these bodies become aggregated into a larger mass (Figs. 4, 5 and 6) having the appearance of a closely-wound spireme. Sometimes this mass appears granular presenting an arrangement of the prematuration chromosomes somewhat as described by Conklin ('02) for *Crepidula* and for *Asterias forbesii* by myself ('08), a condition which probably indicates the beginning of the separation of the definitive chromosomes (or a failure of close union) in preparation for the transit to the spindle. Between the stages represented by Figs. 3 and 5 the cytoplasm passes from a pale reticular appearance through a stage in which it shows great affinity for basic dyes and has a granulo-alveolar structure to one in which it is again pale and alveolar but contains yolk-spherules which persist more or less abundantly to the time of the formation of the first polar spindle.

At the culmination of the growth period the egg has enlarged about 1,500 volumes. Typically the large spherical deeply-staining nucleolus is situated close to the nuclear membrane and at a point near the periphery of the egg. Between the nucleolus and the nuclear wall the chromosome-mass takes a position frequently in contact with the nucleolus. The first maturation mitosis is initiated by the appearance of an aster in the cytoplasm close to that point of the nuclear wall next to the chromosome-mass. The single centrosome of the aster divides to form the amphiaster the two poles of which diverge almost to opposite poles of the nucleus. Meanwhile the nuclear wall

has ruptured, the astral rays extend into the chromosome-mass, and the latter breaks up into chromosomes which as paired rods and ring-shaped bodies become arranged upon the spindle.

The proof that the mass actually contributes the chromosomes is 1. it can be seen to break up into chromosome-like bodies which pass into the spindle (Fig. 7); 2. as a small remnant (representing several chromosomes) it is frequently found on the spindle together with definitive ring-shaped chromosomes (Figs. 8 and 9); 3. it can never be found after the prophase (Fig. 10). Figure 10 represents the stage to which maturation proceeds in the ovary. A pause then ensues until spawning and fertilization. The later stages including the first cleavage are passed through within an hour after fertilization.

The nucleolus begins to disappear when the chromosomes pass into the spindle. During later prophase and the metaphase stages it becomes a pale irregular body with chromatic shell (Fig. 10) and by telophase it has become completely resorbed by the cytoplasm. Its close relation to the chromosome-mass, the loss of its chromatin content, its gradual disappearance during metakinesis, and the slight increase in size of the chromosomes as they enter the spindle and for a brief space thereafter indicate a nutritive function i. e. the nucleolus appears to be a storehouse for chromatin which is contributed in part to the chromosomes and in part to the nuclear reticulum. The latter as a „residual substance" can be recognized as late as the anaphase when it becomes indistinguishable from the general cytoplasm, and the plastin remnant of the original chromatic nucleolus also disappears.

The enlarged chromosomes of the metaphase stage of the first maturation spindle are very chromatic variously-shaped structures; bipartite rods, crosses, rings, and elongated rods with terminal knobs and median loop or swelling are seen (Figs. 10, 11, 12 and 14). The reduced number of chromosomes is 18 (Figs. 11 and 13). The general shape of the chromosomes is similar to that in *Zirphaea* and *Thallasema*. The cross-forms indicate a double division. Bnt since the mode of synapsis could not be definitely determined it is quite gratuitous to speculate as to which is equational and which is reductional. Figure 15 illustrates a later anaphass stage: figure 17a shows an oblique cross section of the eighteen chromosomes of the distal pole of this stage; and Fig. 17b, shows a similar stage of the second maturation mitosis. In the early anaphase stages there are 18 pairs of chromo-

somes, the result of a transvers splitting of halves of the original bivalent chromosomes. The members of these pairs are simply separated in the second mitosis.

Figures 18 and 19 illustrate the formation of the first polar body and the second polar spindle. Subsequent stages of the second maturation phase are shown in figures 20 to 25. The important fact up to this point as far as the chromosomes are concerned is, that, excepting in the heteroptypic mitosis, the chromosomes have always had a short rod-like shape. Following the late telophase stage (Fig. 25) when the chromosomes of the central pole are still rod-shaped and appear enclosed by a delicate membrane, a stage ensues where the chromosomes have given origin to a number of small vesicles with metachromatic reticulum (Fig. 26). These several vesicles (one for each chromosome?) subsequently coalesce to form two larger vesicles with chromatic reticulum (Fig. 27) and these ultimately fuse to form the definitive female pronucleus.

Thus far then the individuality of the chromosomes has been several times lost: 1) in the young primary oöcyte; 2) in the chromosome-mass of the growing period; 3) in the female pronucleus. There is here apparently no persistent identity of the chromosomes as such as described for *Zirphaea* and *Thallasema*, i. e. as masses of chromatic material retaining an individuality. The chromosomes cannot be followed through these stages (not truly "resting stages", the nuclei are evidently very active) when the chromatin has largely disappeared or is unstainable, and a nuclear reticulum has formed. One of the main points upon which the hypothesis of the individuality of the chromosomes rests receives no support from *Cumingia*. Indeed the evidence here, as in the majority of cases reported, is against the hypothesis. The cell of *Ascaris* as described by Boveri ('09) still remains an isolated case in this respect. And even here one may justly have his doubts in spite of the renewed study of Bonnevie ('08) of this cell, and her attempt to extend the hypothesis to include *Allium* and *Amphiuma*. O. Hertwig's position, consistently held since 1890, that it is impossible to follow an individual chromosome (idiochromosomes of course now excepted) through the resting stage of the nucleus, still seems best supported by cytological facts.

The results of Moenkhaus ('04) obtained by crossing *Fundulus* with *Menidia* are at present unique and furnish the best support of this theory to the extent that it demonstrates some sort of a genetic continuity of the chromosomes; as does also the work of Bonnevie.

Indeed this seems all that some cytologists (Wilson ['09] and others) claim for this hypothesis; i. e. that chromosomes like to those that disappear during the formation of a resting nucleus reappears at the next mitosis identical in number, form, relative size and arrangement. The important evidence furnished by *Cumingia* is negative to the hypothesis even in this form, except in respect to the number of the chromosomes. As the male and female pronuclei approach each other, the nuclear reticulum becomes more and more chromatic (Figs. 28 and 29). From this reticulum chromosomes condense in the shape of long threads (Fig. 30) which enter the first cleavage spindle as elongate variously-curved rods with terminal swellings (Figs. 31 and 32). Thus the form and size of the chromosomes which emerge from the segmentation nucleus is by no means the same as that of the chromosomes that entered into it. Nor do they take on the characteristic short rod-shape at any phase of the first cleavage mitosis. It is only during the later cleavage stages (Figs. 33 and 34) that they again assume the shape characteristic for *Cumingia*.

There is of course some influence which keeps the specific number constant. But as simple masses of chromatin, chromosomes change their form and size and entirely disappear as such during certain phases of cell activity. Chromosomes are essentially and fundamentally something else than mere chromatin (and linin ground substance) Chromatin they take on and give off like a garment. The "chromatin" both of the nucleolus and the chromosomes may be of the nature of food material to be utilized by the fundamental elements ("centers of chromosomal activity" — B. M. Davis ['05], enzymes or hormones) that persist through those stages when the morphological entities have disappeared. The argument sometimes advanced that the chromosomes may simply change their chemical constitution has slight bearing in this connection, for if they still retained their original form during the resting stage they ought to appear when acid or neutral dyes are employed. This is not the case. There are stages when the chromosomes as distinct bodies seem to have really disappeared and what remains is simply the possibility (whatever this may mean in ultimate terms) to reform the specific number of chromosomes. Wilson ('09) helps us to picture the matter thus: "We might, for instance, assume that the chromosomes are magazines of different substances (e. g. enzymes or the like) that differ more or less in different chromosomes, that are more or less diffused through the nucleus in its vegitative phase, but are

again segregated out in the original manner when the chromosomes reform". The point seems to be justly urged by Foote and Strobell '09) that both the chromosomes and centrosome are rather the effect of cell activity than its cause.

The Centrosome.

The history of the centrosome in *Cumingia* is likewise adverse to the hypothesis of its genetic continuity. The primary aster consists of a distinct small deep-staining focal granule (centrosome), surrounded by a homogeneous pale centrosphere bounded by a "microsome circle" and an outlying astrosphere. The centrosome then divides and an amphiaster is formed (Fig. 7). As the amphiaster grows the centrosomes enlarge until the condition is attained illustrated in Fig. 10. The centrosomes are at first spherical but as the anaphase ensues they become irregular (Fig. 11) and soon fragment and disappear (Fig. 12 and 14). Subsequently there is present only a centrosphere through which are scattered pale-staining granules. This condition is somewhat similar to that described by Wilson ('06) for *Toxopneustes* where a "pluri-corpuscular centrum" is formed at this stage. Lillie's ('01) findings in *Unio* are also similar though he reports here the continued presence of a small variable number of chromatic granules.

In *Cumingia* the original centrosomes completely disappear; nor are the products of their disintegration to be recognized in the finely granular centrosphere of subsequent stages; nor is a centrosome again discernable until later cleavage stages (Fig. 33) when it reappears as a rather pale single central granule of the aster. The centrosome seems to have arisen de novo in the cytoplasm at the beginning of the maturation phase, as also the entire aster. One can of course not prove that it did not persist from the last oögonial mitosis all through the growth period but it is certainly unrecognizable until made conspicuous by astral rays. Again at fertilization the centrosome seems to arise de novo. Hundreds of spermatozoa and early male pronuclei have been studied at various stages (Figs. 16 and 22) but no aster or centrosome could ever be seen in relation to it. It is only after the definitive male pronucleus is formed (Fig. 27) that an amphiaster can be seen preceding the nucleus somewhat as Lillie ('01) describes for *Unio*, and lying for a while separating the male and female pronuclei by the distance of its long axis. Neither here

nor later can centrosomes be demonstrated. The centrosome itself seems then to represent simply a transient metabolic phase of karyokinetic activity. And the aster itself, contrary to Griffin's statement for *Zirphaea*, seems to be the effect rather than the cause of cell activity.

Cumingia differs also in another respect from *Zirphaea* as described by Griffin. In *Zirphaea* the aster of the central pole of the second polar spindle is described as persisting in relation to the female pronucleus; while another appears in relation to the male pronucleus. Griffin seemed undecided as to the origin of the cleavage aster. In *Cumingia* no aster remains in connection with the female pronucleus. Nor is one seen in connection with the male pronucleus. At the proper time the amphiaster simply seems suddenly to appear and to be about as intimately related to one pronucleus as to the other.

Another interesting point is the absence of nucleoli in the pronuclei. In this respect *Cumingia* differs sharply from some of the echinoderms. Nor do nucleoli appear even in the later cells of the blastula. Mitosis seems to proceed too rapidly for the formation of these structures.

The evidence from a study of the egg of *Cumingia* indicates with especial clearness that the egg-cell as a whole is the "unit" and the "dynamic center", and that the various structural features, nucleolus, chromosomes and centrosomes are simply the effect or transient morphologic expressions of underlying vital activities.

Bibliography.

Bonnevie, K. '08. Chromosomenstudien. I. Arch. f. Zellf. Bd. 1. Heft 2 and 3.

Boveri, Th. '90. Zellenstudien. III. Über das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper und bei der Befruchtung. Jena 1890.

Conklin, E. G. '02. Karyokinesis and cytokinesis in the maturation, fertilization and cleavage of Crepidula. Journ. Acad. Nat. Sci. Phila. 12:1.

Davis, B. M. '05. Studies on the plant cell. Am. Nat. Vol. 39.

Foot, K. and Strobell, E. C. '09. The Nucleoli in the Spermatocytes and Germinal Vesicles of Euchistus variolarius. Biol. Bull. Vol. XVI. No. 5.

Goldschmidt, R. '08. Ist eine parallele Chromosomenkonjugation bewiesen? Arch. f. Zellf. Bd. 1. Heft 4.

Griffin, B. B. Studies on the maturation, fertilization, and cleavage of Thalassema and Żirphaea. Vol. XV. 1898.

JORDAN, H. E. '08. The relation of the Nucleolus to the Chromosomes in the primary oöcyte of Asterias forbesii. Papers from the marine Biological Station at Tortugas. Pnb. Carnegie Inst. No. 102.

LILLIE, F. R. '01. The organization of the Egg of Unio, based on a study of its matnration, fertilization and cleavage. Journ. Morph. Vol. XVII.

MEVES, FR. '08. Es gibt keine parallele Konjugation der Chromosomen. Arch. f. Zellf. Bd. 1. Heft 4.

MOENKHAUS, W. S. '04. The Development of the Hybrids between Fundulus heteroclitns and Menidia notata, etc. Am. Journ. Anat. III.

SCHREINER, A. and K. E. '07. Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. III. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa (Lour.), Spimax niger (Bonap.) und Myxine glutinosa (L.) Arch. de Biol. T. XXII.

WILSON, E. B. '06. The cell in development and inheritance. New York.

— '09. The Chromosomes of Metapodins, a contribntion to the hypothesis of the genetic continuity of chromosomes. Journ. exp. Zool. Vol. VI. No. 2.

Explanation of Plates.

(Original maginification of all drawings was 1,750 dia. This was reduced 1/3 reprodnction.)

Plate XVI.

Fig. 1. Primary oöcyte at beginning of growth period.

Fig. 2. Later stage showing the presence of chromatic masses in the pale nncleus.

Fig. 3. Still later stage; nuclear reticulum achromatic; nucleolus and chromatic masses show great affinity for hematoxylin; cytoplasm pale-staining.

Fig. 4. Subsequent stage in which the cytoplasm has become basophile in staining reaction and the chromosomes have become massed into a single group or closely-wound spireme.

Fig. 5. Oöcyte near culmination of growth period showing a compact chromosome-mass characteristically close to the nuclear wall. Cytoplasm again pale-staining (contains nnmerous yolk-spherules). Nuclear reticulum pale and nonchromatic.

Fig. 6. Typical full-grown oöcyte, showing reticular chromosome-mass close to nnclear wall and to nucleolus.

Fig. 7. Stage showing the disentanglement of the chromosome-mass and passage of the chromosomes into the spindle. Chromosomes are shown detaching themselves from the residual portion of the original chromosome-mass.

Fig. 8. Later stage in the formation of the first maturation spindle; chromosomes are small rings; remnant of original chromosome-mass seen on spindle; residnal substance of nucleus indicated on right.

Fig. 9. Slightly earlier prophase of first maturation mitosis showing typical character of chromosomes (irregnlar chromatic masses), nuclear reticulum (close-meshed and chromatic) and nncleolus at this stage. Remnant of chromosome-mass shown below the spindle at point of intersection of astral rays.

Fig. 10. Metaphase of the first maturation mitosis. This is the stage attained by the ovarian egg just prior to spawning and fertilization. The centrosome is large, spherical and very chromatic. It is surrounded by a homogeneous centrosphere bounded by a granular layer ("microsome circle") in which the astral rays appear to end. The nucleolus persists as an irregular pale-staining mass with a ragged chromatic shell. The chromosomes are large, very chromatic and mostly of variously modified cross-shapes (tetrads). The bivalent chromosomes appearing as paired rods have not yet become definitely oriented with respect to the spindle fibers. Their final position will be transverse to the fibers, and, becoming medially or sub-medially attached to the latter, will be drawn toward the opposite poles giving rise to typical cross-forms.

Fig. 11. Median longitudinal section of similar stage showing a portion of all of the 18 bivalent (reduced number) chromosomes.

Plate XVII.

Fig. 12. Metaphase spindle of ovarian egg showing chromosomes at several stages of division and the centrosome in process of fragmentation.

Fig. 13. Equatorial plates of chromosomes of first maturation spindle. The reduced number of chromosomes is 18.

Fig. 14. Stage immedietely after spawning and fertilization. Most of the chromosomes are at early anaphase of the first (equation?) division. A few of the chromosomes are still at prophase. The single chromatic centrosomes have disappeared, and the centrosphere has become finely granular.

Fig. 15. Late anaphase of first maturation mitosis. Chromosomes appear as paired rods or loops representing probably transversely split univalent chromosomes.

Fig. 16. Egg at telophase of first mitosis. Three spermatozoa at different stages of metamorphosis into male pronuclei are shown.

Fig. 17. a) Polar view of chromosomes at anaphase of first maturation division. b) Of second maturation division. Number of chromosomes is 18.

Figs. 18, 19, 20 & 21. Stages in the formation of the first polar body and the second maturation spindle; no centrosomes can be demonstrated.

Fig. 22. Stage in the rotation of the second spindle from tangential to radial position. Chromosomes of first polar body are fusing. Later stage in formation of male pronucleus also shown. The polar body is flattened and rests in a concavity on the surface of the egg.

Plate XVIII.

Figs. 23, 24 & 25. Successive stages in the formation of the second polar body. The chromosomes, resulting from a segmentation of the V-or U-shaped chromosomes of the anaphase of the first mitosis at the apex, are simply drawn apart during the second maturation mitosis.

Fig. 26. Mature ovum showing both polar bodies and early phase in formation of female pronucleus from a mass of small vesicles. Subsequently, the latter coalesce to form two larger vesicles (Fig. 27) which ultimately unite to form the definitive pronucleus. All indications of asters have disappeared.

Figs. 27, 28 & 29. Stages in the formation of the first cleavage spindle. The asters lack a centrosome and the pronuclei a nucleolus.

Figs. 30 & 31. Later prophase and early metaphase stages of the first cleavage spindle, showing respectively the origin of the chromosomes from the nuclear reticulum, and the definitive chromosomes of the first cleavage characterized by their long irregular thread-like form and knobbed ends.

Fig. 32. Several typical chromosomes from the equatorial plate of the first segmentation spindle.

Fig. 33. Blastula stage, showing segmentation spindle at metaphase. A centrosome in the shape of a single slightly chromatic granule has reappeared.

Fig. 34. Equatorial plate of chromosomes of blastula stage to show their short rod-shaped character in the later cleavage mitoses.



Zur Frage eines Makronucleus der Pflanzenzelle.

Von

M. v. Derschau.

Mit 8 Textfiguren.

Einleitung.

Die physiologischen Funktionen des tierischen Zellenkerns sind im Laufe einer Reihe von Jahren in überaus sorgfältiger Weise seitens der zoologischen Forscher studiert worden. Die bis heute gewonnenen Resultate führten zu der Annahme, daß der Protozoen- wie Metazoenkern im physiologischen Sinne doppelwertig sei. Diese Doppelwertigkeit trat in lebhaft funktionierenden Zellen zutage, indem eine Trennung der chromatischen Bestandteile des Kerns stattfand. Ein Teil des Chromatins wanderte in das umgebende Cytoplasma aus. Mit Recht schloß man aus diesem Phänomen, daß der jeweiligen Kernfunktion bestimmte materielle Grundlagen des Nucleus entsprechen müssen. Aus dem weiteren Verhalten dieses ausgetretenen Chromatins folgerte man auf trophische Funktionen und nannte es Trophochromatin, Makronucleus, Chromidialapparat, im Gegensatze zum Idiochromatin, das im Kern zurückblieb. Das Idiochromatin, welches für das wesentliche Vererbungssubstrat gehalten wird, vereinigt sich mit eintretender, sogenannter Kernruhe wieder mit dem Trophochromatin. Damit sei in kürzesten Zügen die physiologische Doppelwertigkeit des tierischen Zellkerns skizziert.

Die Bedeutung des Chromidialapparates wurde schon vor einigen Jahren von Goldschmidt[1]), Popoff[2]), Meves[3]), Smirnow[4]) hervorgehoben und von andern Forschern weiter bestätigt und ausgebaut. Die mir über diesen Gegenstand bekannte zoologische Literatur habe ich unten angeführt, da ein detailliertes Eingehen auf dieselbe mich an dieser Stelle zuweit führen würde.

Angesichts dieser Tatsachen erhebt sich naturgemäß die Frage, ob wir es in der aktivierten Pflanzenzelle auch mit einer gleichwertigen physiologischen Doppelwertigkeit des Kerns zu tun haben. Tritt auch hier ein Chromidialapparat, ein Makronucleus in die Erscheinung?

Dieser Frage ist meines Dafürhaltens nach in der Botanik bis jetzt eine ziemliche Zurückhaltung entgegengebracht worden. Hinsichtlich des Austrittes von Chromatin finden sich allerdings zerstreut in der Literatur verschiedene Angaben vor, ohne jedoch die prinzipielle Bedeutung dieser Erscheinung näher zu berühren[5]). Doch glaube ich, daß das Vorhandensein eines Makronucleus auch in der Pflanzenzelle eine allgemeinere Erscheinung sein dürfte. Mehrjährige Studien[6]) in dieser Richtung führten mich zu folgender heutiger Auffassung: Man kann die Tätigkeit des pflanzlichen Chromidialapparates

---

1) »Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen«. Histol. Unters. an Nematoden. II. Zoolog. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. der Tiere. Bd. XXI. 1. 1904.

2) Goldschmidt und Popoff. »Die Karyokinese der Protozoen und der Chromidialapparat der Protozoen- und Metazoenzelle. Arch. f. Protistenkunde. Bd. VIII. 1907,

3) Mewes. »Die Chondriosomen«. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 72. 1908.

4) Smirnow, A. E. v. Über die Mitochondrien und den Golgischen Bildungen analoge Strukturen in einigen Zellen von *Hyazinthus orientalis.* Anat. Hefte. I. Abt. XXXVI. 1907. Moroff, Th. Die bei den Cephalopoden vorkommenden *Aggregata*-Arten usw. Abdr. Archiv f. Protistenkunde. Bd. XI. 1908. Moroff, Th. und Stiasny, G. Über den Bau und die Fortpflanzung von *Acanthometra.* Mitteil. k. k. Zool. Station Triest. 1908.

5) Schniewind-Thies. Beiträge zur Kenntnis der Septalnectarien. Jena 1897. Mewes. »Über das Vorhandensein von Mitochondrien bzw. Chondromiten im Pflanzenreiche. Ber. d. Deutsch. botan. Ges. Bd. XXII. 1904. Tischler, »Über die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei Ribeshybriden«. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLII. 4. 1906. Chamberlain, The ovule and female gametophyte of Dioon. Bot. Gaz. 42. p. 321.

6) v. Derschau, Wanderung nucleolarer Substanz während der Karyokinese und in lokal sich verdickenden Zellen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Bd. XXII. Heft 8. 1904. — Über Analogien pflanzl. u. tier. Zellstrukturen. Beih. bot. Centralbl. Bd. XXII. 1907. — Beiträge zur pflanzl. Mitose, Centren, Blepharoplasten«. Jahrb. f. wiss. Bot. XLVI. 1. 1908.

als eine formative und eine mehr trophisch wirksame bezeichnen. Erstere kommt z. B. beim Aufbau des Spindelapparates und der Membranbildung zum Ausdruck. Es findet daselbst, wie ich an verschiedenen Stellen dargelegt habe, eine Umwandlung des ausgetretenen Chromatins in sogenannte kinoplasmatische Fasern statt, mit Rückbildung dieser Fasern wieder in Chromatin, wenn der Kern sich anschickt, in die »Ruhe« zurückzukehren. Formativ und trophisch wirkend kann man die Tätigkeit des Chromatins bei der Anlage von Zellmembranen nennen. Mehr trophischer Art war das Verhalten von austretendem Chromatin in Blattepidermiszellen von *Berberis vulgaris.* Durch feine Fäden waren die Chromatinprotuberanzen noch mit dem Kern verbunden und begannen zum Teil in ihrer Peripherie schwach zu ergrünen. Danach bin ich geneigt anzunehmen, daß die Chloroplasten dem Kern entstammen und chromidiale Substanz die Grundlage derselben darstellt. Auch Schiller[1]) neigt ebenfalls der Ansicht zu, daß die pflanzliche Zelle als zweikernig aufzufassen sei, und nimmt an, daß die Chromatophoren einem Makronucleus entsprächen. Zu den Bestandteilen des Makronucleus in der pflanzlichen Zelle rechne ich auch die extranuclearen Nucleolen.

Nach meiner Überzeugung müssen die Pyrenoide bei den Chlorophyceen ebenfalls als Bestandteile des Makronucleus aufgefaßt werden. Im weiteren Verlaufe dieser Ausführungen werde ich auf die lokalen Beziehungen zwischen Kern und Pyrenoiden sowie auf das weitere Verhalten letzterer in der Algenzelle zu sprechen kommen. Zunächst halte ich es jedoch für wesentlich, auf die ältere und jüngere Literatur hinzuweisen, welche auf einen engeren organischen Zusammenhang zwischen Kern und Chromatophoren bei den Algen hindeutet.

Literatur.

Wenngleich die älteren Autoren die Chromatophoren, Leucoplasten usw. als Gebilde auffaßten, die im Plasma durch Teilung ihresgleichen entstanden seien, so findet man doch vielfach Andeutungen, welche die engen Beziehungen zwischen Kern und Chromatophoren in ein helles Licht rücken. So bemerkt Schmitz[2]), daß

---

[1]) Über die Entstehung der Plastiden aus dem Zellkern. Vorläuf. Mitt. k. k. Zool. Station. Triest. Österr. bot. Zeitschrift. 1909. Nr. 3.

[2]) Die Chromatophoren der Algen. Verhandl. d. naturhistor. Ver. d. preuß. Rheinlande. 1883.

bei der großen Mehrzahl der Algen die Chromatophoren in der Zelle relativ festlägen. In den Algenzellen, wo dieselben eine regelmäßige Anordnung hätten, verhielten sich analog auch die Zellkerne. SCHMITZ schloß hieraus auf Beziehungen zwischen Chromatophoren und Zellkernen. An andrer Stelle heißt es: »In Algenzellen mit einem einzigen Chromatophor liegt der Zellkern nicht selten in bestimmter konstanter Entfernung zu demselben, oder es verteilen sich bei Anwesenheit zahlreicher Zellkerne dieselben in regelmäßiger Weise auf der Innenseite der Chromatophorenschicht.« Letzteres ist besonders bei *Vaucheria* sehr schön zu verfolgen. — »Auch läßt sich bei einem Vergleiche der verschiedenartigen Einzelfälle nicht verkennen, daß vielfach eine gewisse Abhängigkeit zwischen beiderlei Organen vorhanden ist, insofern der Zellkern in seiner Stellung innerhalb der Zelle deutlich durch die Anordnung der Chromatophoren bestimmt wird«. (Von mir gesperrt.) Eine Ausnahme führt SCHMITZ S. 24 an, wo z. B. in den Characeenzellen von einer solchen Beziehung beiderlei Organe nichts zu bemerken sei. Dies scheint aber jedenfalls eine Ausnahme zu sein. Auch SCHIMPER[1]), der hinsichtlich der Herkunft der Chloroplasten auf demselben Standpunkt steht wie SCHMITZ, fand doch in den ziemlich hellen Vegetationspunkten von *Tropaeolum majus* dem Zellkern aufliegende Leucoplastiden. Bei der Keimung von *Phaseolus* sah SCHIMPER Aleuronkörner dem Kern aufliegend und später ergrünen. (Von mir gesperrt.) Sogenannte funktionslose Leucoplastiden in den Wurzeln von *Dahlia* beobachtete SCHIMPER um den Zellkern gehäuft. Trotz aller dieser Daten, welche die Abstammung der Chromatophoren vom Kern sehr wahrscheinlich machten, hielten beide Autoren erstere doch für Plasmagebilde, die durch Teilung aus ihresgleichen hervorgingen. Auf Grund anatomischer Befunde nimmt SCHMITZ sogar an, daß die Grundsubstanz der Chromatophoren der Substanz des Plasmas sehr nahestehe[2]).

OVERTON[3]) bemerkt bzgl. der Abstammung der Chromatophoren, daß SCHMITZ sie mit den Nucleolen verglich und auf Grund ihres Verhaltens Farbstoffen gegenüber, nicht abgeneigt war, ihnen dieselbe chemische Zusammensetzung wie den chromatischen

---

1) Über die Entwicklung der Chlorophyllkörner und Farbkörper. Bot. Ztg. 1883.

2) l. c. S. 33.

3) Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Volvox*. Bot. Centralbl. Bd. XXXIX. X. 1889. S. 148.

Bestandteilen des Kerns zuzuschreiben. (Von mir gesperrt). Auf einen direkten organischen Zusammenhang zwischen Zellkern und Chromatophoren weisen die Angaben Haberlandts[1]) hin, indem bei plasmolysierten Laubblättern von *Funaria hygrometria* nur die kernhaltigen Teilstücke derselben fähig sind, in den Pyrenoiden Stärke zu erzeugen. Ferner ist dem Autor die Beobachtung Pringsheims von Wichtigkeit, daß die bei *Spirogyra* vom Zellkern ausgehenden Plasmafäden bis an die Amylumherde der Chlorophyllbänder reichen.

Den Zusammenhang von Zellkern und Chromatophoren bzw. Chloroplasten mittels der sogenannten kinoplasmatischen Verbindungsfäden wies für die höheren Pflanzen Lidforss[2]) nach.

Dieser Autor hält die verbindenden Fäden teils für Ausläufer der Kernmembran, teils für direkte Kernfortsätze und stellt sie den von Miehe bei *Hyazinthus* beobachteten Aufhängefäden des Kerns homolog. Hinsichtlich der stärkehaltigen Speichergewebe von Rhizomen und Zwiebeln fand Lidforss, daß die von Leucoplasten umgebenen Stärkekörner durch analoge, von der Kernmembran ausgehende Fäden oder durch direkte Kernfortsätze mit dem Zellkern verbunden waren[3]). Diejenigen Stärkekörner, welche nicht in direktem Zusammenhange mit dem Kern standen, kommunizierten vielfach unter sich durch Kinoplasmafäden.

Eigene Untersuchungen.

Die Lidforssschen Beobachtungen regten mich zu einem vergleichenden Studium der lokalen Verhältnisse zwischen Zellkern und Pyrenoid bei den grünen Algen an und möchte ich nicht verfehlen, zu bemerken, daß im Laufe des vorigen Jahres bereits Herr Privatdozent Dr. R. Goldscmidt-München mich auf eventuelle Beziehungen des Zellkerns zu den Pyrenoiden aufmerksam machte, die unter Umständen von Bedeutung für die von ihm vertretene Theorie des Chromidialapparates werden könnten.

Die Jahreszeit, in welcher diese Beobachtungen begannen, war für das Studium der Algen so ungünstig wie nur möglich. Es stand

---

1) Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen. Jena 1887. S. 120.

2) Über kinoplasmatische Verbindungsfäden zwischen Zellkern und Chromatophoren. Univ. Arsskr. Lund. N. F. IV. 2. 1908.

3) l. c. S. 31.

mir im verflossenen Winter nur Confervenmaterial zu Gebote, welches zwar fließenden Brunnen entnommen, doch derartig mit parasitierenden Algen besetzt war, daß direkte Beobachtungen an diesem nicht vorgenommen werden konnten. Ich suchte daher neue Pflänzchen zu bekommen. Bei einer ziemlich konstanten Temperatur von etwa 15° R produzierte das Muttermaterial in verdünnter Knopscher Nährlösung nach etwa 3 Tagen Gameten. In weiteren 24 Stunden war die übliche Copulation zum größten Teile vollzogen. Aus den Zygoten entwickelten sich etwa 5—6 Tage später junge Confervenpflänzchen von ca. 4—5 Zellen, mit der wurzelartigen Fußzelle auf dem auskrystallisiertem Nährsubstrat haftend. Die Entwicklung der submers wachsenden Pflänzchen vollzog sich schneller, und ebenfalls die Chlorophyllbildung, als bei den am Rande des Flüssigkeitsspiegels haftenden. Aber gerade wegen der langsameren Chlorophyllbildung eigneten sie sich zum Studium. Später standen mir noch *Spirogyra stictica*, *Scenedesmus caudatus*, *Oedogonium tumidulum*, *Zygnema stellinum*, *Cladophora*, *Vaucheria repens* usw. zur Verfügung. Leider konnte ich von *Spirogyra majuscula* kein Material erlangen. Herr Dr. J. Schiller-Triest hatte die Liebenswürdigkeit, mir vorzüglich fixiertes Algenmaterial zur Verfügung zu stellen, weshalb ich ihm an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank ausdrücke. Fixiert wurde hauptsächlich mit Jodwasser, 2 prozentiger Osmiumsäure und Iridiumchloridessigsäure, letztere in den von mir des öfteren angegebenen Verhältnissen. In der Osmiumsäure blieben die Objekte etwa 10 Sekunden. 2 prozentige Osmiumsäuredämpfe erforderten zur gründlichen Fixierung der Algen weit längere Zeit als die von Lidforss für die höheren Pflanzen angegebene. Mit Vorliebe benutzte ich zur Fixierung mit gleichzeitiger Färbung das schon von Palla[1]) mit gutem Erfolg angewandte Jodwasser-Eosinverfahren. Natürlich wurde auch Eisenhämatoxylin benutzt, letzteres besonders bei kleinkernigen Algen, wie z. B. *Vaucheria*.

Nach Einwirkung von etwa 10 Minuten wurde das Jod ausgewaschen, so daß nur noch die Eosinfärbung blieb. Steter Zusatz von schwachem Eosinwasser hielt für die Dauer der Beobachtung die Färbung konstant. Man erhält auf diese Weise recht scharf umrissene Strukturbilder. Besonders eignet diese Methode sich für großkernige Chlorophyceen. Bei Arten mit vielen kleinen Kernen,

1) Über ein neues Organ der Konjugatenzelle. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1894.

wie bei *Vaucheria*, bleibt nur die Eisenhämatoxylinfärbung einwandfrei.

Auch gelangen Beobachtungen intra vitam ganz gut an Gameten, die zur Ruhe gelangt waren, als auch an jungen, etwa 3—4 Tage alten Pflänzchen von Conferven. Es ließ sich das den Kern verlassende Chromatin bei der Neubildung von Pyrenoid und

Fig. 1.

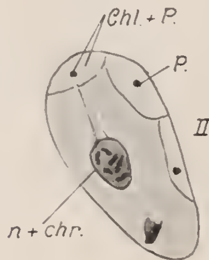
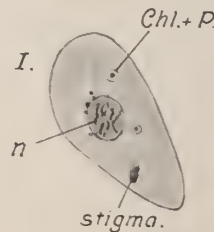


Fig. 2.



Chloroplast insofern ganz gut verfolgen, als die Entwicklung außerhalb des Kerns noch durch feine Fädchen mit demselben verbundene Chromatinsubstanz in verschiedener Größe zeigte (Fig. 1). Die Chloroplasten und Pyrenoide (*Chl*, *P*) nehmen, sobald sie ins Plasma gelangt sind, an Größe zu. In Fig. 2 ist eine Zygote wiedergegeben, welche an Chloroplasten und Pyrenoiden beträchtliches Wachstum erkennen läßt. Die Chloroplasten sind bereits wandständig. Das Pyrenoid des einen Chloroplasten läßt noch den organischen Zusammenhang erkennen.

Fig. 3.

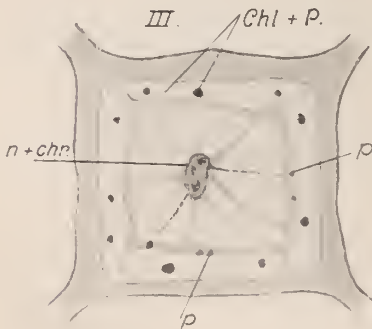
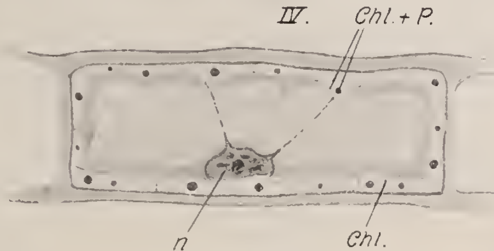


Fig. 3 zeigt die Zelle einer jungen Conferve. Die Chloroplasten liegen mit ihren Pyrenoiden der Zellwand bereits fest an. Von dem an Cytoplasmafäden suspendierten Kern strahlen außerdem Kernfortsätze nach den Rändern des Chloroplasten aus, daselbst Körnchen absetzend, welche bei Eisenhämatoxylinfärbung Chromatinreaktion zeigen. Diese Kernfortsätze sind als Transportwege der chromatischen Substanz nach den Chloroplasten hin aufzufassen. Fig. 4 gibt zwei Kernfortsätze wieder, an deren Berührungspunkten mit den

wandständigen Chloroplasten bereits neue Pyrenoide zur Entwicklung kommen. Die das Pyrenoid umgebende Zone plattet sich schon etwas ab und wird nach und nach zum Chloroplast. In Fig. 5 sind zwei Austritte von Chromatin in das Plasma wiedergegeben. Die Fig. 1—2 sind intra vitam beobachtet, 3—5 nach Fixierung und Färbung mit Jodwasser-Eosin. Bei allen Funktionen zeigten Zellkern, Pyrenoid, Kernfortsatz dieselbe Färbung. Selbst wenn man annehmen wollte, die Verbindung zwischen Kern u. Chloroplast. bzw. Pyrenoid sei nachträglich entstanden, so spricht doch die einer Reaktion gleichkommende Färbung mit Eisenhämatoxylin für deren Abstammung vom Kern, ganz abgesehen von dem in Fig. 5 wiedergegebenen Entwicklungsbeginn der chromatischen Protuberanzen.

Fig. 4.



In älteren Algenzellen findet ebenfalls ein beständiger Ersatz von Pyrenoiden seitens des Kerns sowohl als von den Pyrenoiden

Fig. 5.

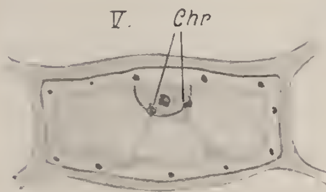
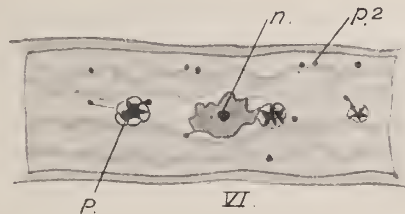


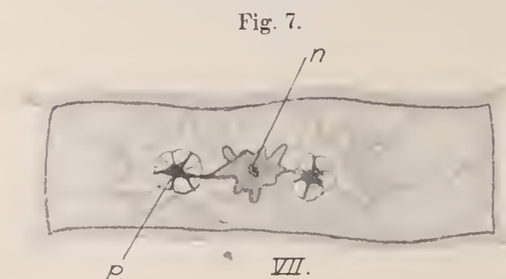
Fig. 6.



selbst statt. Fig. 6 zeigt eine ältere Zelle eines *Spirogyra stictica*-Fadens. Der Kern (*n*) ist mit den älteren Pyrenoiden durch einen Kernfortsatz verbunden. Zwischen den nach allen Richtungen ausstrahlenden Pyrenoidfortsätzen ist die Stärke eingelagert. Stellt man das Mikroskop nach und nach in verschiedene optische Ebenen ein, so erscheint der Stärkering völlig zerklüftet. Man kann sich hierbei des Vergleiches mit einer Foraminifere nicht enthalten, die ihre Pseudopodien nach allen Dimensionen durch den Kalkpanzer ausstrahlt.

Fig. 7 zeigt die Strukturverhältnisse in einer Zelle von *Zygnema stellinum* bei etwa 1000facher Vergrößerung. Die Abschnürung von Chromatin in ziemlich derben Massen gibt die Fig. 8 bei *Oedogonium tumidulum* wieder. Die Neubildung von Chloroplasten bzw. Pyrenoiden kann, wie vorher schon angedeutet, sowohl vom Zellkern wie von schon vorhandenen Pyrenoiden ausgehen. Die Fortsätze wachsen auf die Chromatophoren zu und bilden, sobald sie den Chloroplasten erreicht, an ihrem Ende eine knopfartige Verdickung, welche auf den Rand oder auch mehr in das Innere des Chloroplasten zu liegen kommt. Besonders instruktiv war hier *Spirogyra stictica.* PALLA[1]) sah an Fäden von *Mougeotia scalaris* bei Anwendung von Jodwasser-Eosin Körper, die sich wie der Kern und die Pyrenoide färbten. Er nannte sie Karyoide. Diese Organe liegen nach ihm dem Chloroplasten auf. Was nun ihre Herkunft anlangt, so nimmt der Autor an, daß sie dem Plasma entstammen. Meinerseits möchte ich die Karyoide mit den knopfartig verdickten Enden der Kern- bzw. der Pyrenoidfortsätze identifizieren, gewissermaßen als Pyrenoide zweiter Ordnung. Die Karyoide PALLAS bin ich geneigt für die jungen Ersatzpyrenoide zu halten, die nach dem Schwinden der alten an deren Stelle wieder an der Stärkebildung bzw. Eiweißsynthese teilnehmen. An einer andern Stelle bemerkt PALLA[2]), daß es von prinzipieller Bedeutung sein würde, falls es sich herausstellen sollte, daß die Karyoide Zellkerne wären. Man hätte dann physiologisch ungleichwertige Kernmassen analog der Differenzierung von Makro- und Mikronucleus in der Infusorienzelle. (Von mir gesperrt.) Letzterer Annahme dürfte nach meinen Beobachtungen für die pflanzliche Zelle nichts im Wege stehen. Während wir nun nicht gut umhin können, das System der Pyrenoide mit seinen Abkömmlingen als einen Bestandteil des Makronucleus oder Dotterkerns der pflanzlichen Zelle anzusehen, möchte ich diese Auffassung auch auf die Chloroplasten übertragen.

Fig. 7.

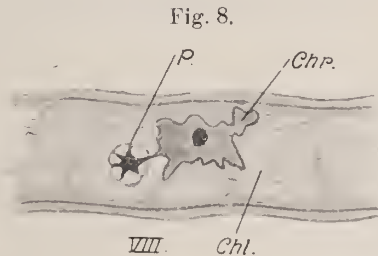


[1] Über ein neues Organ der Konjugatenzelle. Ber. d. Deutsch. botan. Ges. 1894. S. 153.

[2]) l. c. S. 162.

Nach meinen Beobachtungen an Algenmaterial und auch an höheren Pflanzen bin ich zu der Ansicht gelangt, daß das den Kern verlassende Chromatin im Plasma ein Wachstum erfährt, welches mit bestimmten Differenzierungserscheinungen verbunden ist. Bei den Algen wird der centrale Teil zum Pyrenoid, der periphere nach und nach unter charakteristischen morphologischen und chemischen Wandlungen zum Chloroplasten. Das direkte Ergrünen der peripheren Schicht des aus dem Kern tretenden Chromatinklümpchens konnte ich an jungen Blattepidermiszellen von *Berberis vulgaris* wahrnehmen. Was nun die Strukturverhältnisse der Pyrenoide anlangt, ließ sich bei Anwendung stärkster Vergrößerungen deutlich eine konzentrische Schichtung beobachten, welche derjenigen entsprach, die wir schon gelegentlich bei der Entwicklung der den Kern verlassenden Sphären beschrieben haben. Auch bei Schmitz[1]) finden sich schon Mitteilungen, welche die Struktur der Chromatophoren bei den grünen Algen betreffen. Der Autor beobachtete bei *Spirogyra majuscula* bisweilen eine derbe, sehr deutliche Punktierung des Chromatophors an lebendem Materiale. Viel deutlicher konnte Schmitz dieselbe an fixiertem Materiale beobachten. Er bemerkt weiter, wenn man die kleinen, dicken scheibenförmigen Chromatophoren von *Bryopsis* in Wasser langsam absterben lasse, so trete nach kurzer Zeit eine derbpunktierte, fein poröse Struktur auf. Während des Aufquellens der Chromatophoren erschienen vielfach die feinen Hohlräume, namentlich in der Peripherie der Chromatophoren sehr regelmäßig in konzentrische Schichten angeordnet. (Von mir gesperrt.) Schmitz sah nun allerdings in diesen Strukturverhältnissen dem Plasma verwandte Strukturen, weshalb er auch nicht abgeneigt war, die Chromatophoren für bestimmte abgegrenzte Teile des Plasmas zu halten. Diese Teile seien zu besonderer physiologischer Funktion besonders gestaltet und differenziert, dessen (des Plasmas nämlich) ursprüngliches Netzwerk wesentlich verengt und verdichtet sei.

Fig. 8.



[1]) l. c. S. 29.

Ergebnisse.

Die Herkunft von Pyrenoiden und Chloroplasten zwingt zu der Annahme, daß wir es mit auswandernden Chromatinmassen des Kerns zu tun haben. Dieselben erfahren im Cytoplasma in morphologischer wie chemischer Beziehung eine zweckentsprechende Wandlung, welche sie in hervorragender Weise befähigt, sich an der Eiweißsynthese zu beteiligen. Es vollziehen sich diese Phänomene in ihren wahrnehmbaren Vorgängen analog denen in lebhaft funktionierenden tierischen Zellen bei der Bildung des Makronucleus oder Chromidialapparates, weshalb für mich auch keine Veranlassung vorliegt, von der physiologischen Zweikernigkeit des pflanzlichen Zellkerns abzusehen.

Auerbach (Hessen), im Juni 1909.

Die Morphologie des Eiwachstums und der Follikelbildungen bei den Ascidien.

Ein Beitrag zur Frage der Chromidien bei Metazoen.

Von

Julius Schaxel.

Hierzu 1 Textfignr und Tafel XIX—XXI.

Inhalt.

Seite
Einleitung und Methoden 266
Spezieller Teil 267
I. Das Ei der Wachstumsphase 267
A. Das Keimbläschen 267
Zusammenfassung 271
B. Das Eiplasma 271
Zusammenfassung 277
C. Kern und Plasma 278
II. Die Follikel und ihre Derivate 279
1. Die Follikelmutterzellen. 279
2. Die Bildung des inneren und äußeren Follikels und die Invasion der Testazellen. 280
3. Das Chorion 283
4. Die Follikel 284
5. Die Testazellen 285
Zusammenfassung 288
Historischer Teil 289
A. Die Eibildung der Ascidien 290
B. Die Testazellen 290
1. Die Natur der Testazellen 291
2. Die Bildung der Testazellen 292
3. Das Schicksal und die Bedeutung der Testazellen. 294
Theoretischer Teil 296
Das ooplasmatische Chromatin und die Dotterbildung 296

Literatur über Testazellen. 302
Im theoretischen Teil zitierte Literatur. 305
Figurenerklärung 306

Einleitung und Methoden.

Die vorliegende Arbeit hat den Zweck, die Lebensgeschichte der sogenannten Testazellen im Ascidienei zu untersuchen — ein Gegenstand, über den vielfacher Behandlung zum Trotz noch immer keine Einigkeit herrscht. Von der Eibildung bringe ich soviel, als zeitlich mit der Testazellengeschichte zusammenfällt, d. i. die Wachstumsphase. Die Follikel werden behandelt in ihren Beziehungen zu den Testazellen. Ihrem späteren Schicksale z. B. bei der Eiablage, wo sie mit den Testazellen nichts mehr zu tun haben, wurde keine Beachtung geschenkt.

Herr Geheimrat R. Hertwig veranlaßte mich zu der Untersuchung und verschaffte mir Material und Arbeitsplatz in seinem Institut. Ich erlaube mir, ihm dafür wie für seine vielfachen Belehrungen meinen ergebensten Dank auszusprechen. Auch Herr Privatdozent Dr. Goldschmidt verpflichtete mich durch vielseitige Anregung und Unterstützung. Im Laboratorium des Phyletischen Museums zu Jena gewährte mir Herr Professor Plate Gelegenheit, meine Arbeit abzuschließen.

Aus Triest stammt Material von *Ascidia* (*Phallusia*) *mammilata* Roule, *Ascidia fumigata* Grube, *Styela plicata* Mac Levy, *Cynthia dura* Sav. und *Ciona intestinalis* Sav., deren Eingeweideknäuel im Dezember in den Flüssigkeiten von Hermann, Carnoy und in Sublimatlösung fixiert wurden. Bessere Resultate, namentlich für die jüngsten Stadien, ergaben Präparate derselben Arten, die mein Freund, Herr Dr. S. von Kuschakewitsch, dem ich dafür großen Dank schulde, Anfang Januar und Ende Februar in Neapel für mich auf folgende Weise fixierte: Je nach der Tiergröße wurden ganze, vom Cellulosemantel befreite Tiere, Eingeweideknäuel oder zerschnittene Gonaden in Zenkerscher Flüssigkeit, zu deren Herstellung 1%ige Essigsäure und statt destilliertem Wasser Seewasser verwendet wurde, bei 40—50° C fixiert und nach 24stündigem Aufenthalt in dieser Flüssigkeit in das Gemisch von Müller übertragen, worin sie während des Transportes einige Tage verblieben, um schließlich 24—48 Stunden in fließendem Wasser gespült und tüchtig mit Jodalkohol behandelt zu werden. Meine Schnittdicke betrug 5 μ. Färbemittel verschiedener Art wurden angewandt; ich verweise auf die Angaben im Text.

Ich habe auch lebendes Material in Händen gehabt, um mich durch einige Reaktionen über den chemischen Charakter des Testazelleninhalts zu vergewissern; doch fielen meine diesbezüglichen Versuche negativ aus.

Spezieller Teil.

I. Das Ei der Wachstumsphase.

Da die untersuchten Ascidiengattungen in bezug auf die behandelten Fragen keine wesentlichen Unterschiede aufweisen, sondern lediglich kleine zeitliche und Intensitätsabweichungen zu bemerken sind, will ich die ablaufenden Prozesse für die Anordnung maßgebend sein lassen. Ich habe für alle beschriebenen Stadien Präparate von jeder Art. Um Wiederholungen zu vermeiden, beschränke ich mich aber bei der Darstellung auf Fälle, die die mir durch Vergleichung wesentlich erscheinenden Phänomene besonders deutlich hervortreten lassen. Vielleicht ist es nicht überflüssig zu bemerken, daß es sich lediglich um die Beschreibung morphologischer Verhältnisse handeln kann, die sozusagen nur der undeutliche Ausdruck der chemischen und physikalischen Vorgänge sind. In diesem Sinne verwende ich namentlich den Begriff Chromatin als einen rein morphologischen.

Die Geschlechtsdrüsen bringen ihre Produkte nicht gleichzeitig zur Reifung. Daher finden sich in jedem Ovar Sukzessionen der einzelnen Bildungsstadien, sofern man es mit einem geschlechtsreifen Tier zu tun hat. Fast ausschließlich sind es Stadien der Wachstumsphase, der allein ich ja nähere Beachtung gewidmet habe. Ich gehe aus von dem Spiremstadium, das wohl der letzten Oogonienteilung folgt, und schließe ab mit der Auflösung des Keimbläschens, die der Richtungsspindelbildung vorhergeht und mit der das Ei das Ovar verläßt.

A. Das Keimbläschen.

Über die Umbildungen, die der Inhalt des Keimbläschens während des Eiwachstums durchmacht, hatte ich mir keine spezielleren Fragen gestellt. Ich kann daher namentlich über die Verhältnisse in den späteren Stadien, zu deren Erkenntnis eine Rekonstruktion aus ununterbrochenen Schnittserien nötig wäre, nichts im einzelnen aussagen. Immerhin hat sich mir die Unterscheidung dreier Bildungsphasen aufgedrängt, die dadurch, daß sie mit den genauer

durchforschten Phasen des Eiplasmawachstums koinzidieren, an Wert und Wahrscheinlichkeit gewinnen. Scharfe Trennungen zwischen den Phasen existieren natürlich nicht. Vielmehr findet ein so allmählicher Übergang statt, daß die Unterscheidungsmerkmale aus dem Mittel jeder Phase gewonnen werden müssen.

Die jüngsten, deutlich als Oocyten ersten Ordnung (Ureier nach WALDEYER) charakterisierten Zellen liegen in Haufen oder Nestern dem noch undifferenzierten Epithel nahe angeschlossen. Fig. 1, die einen Teil des Ovars einer jungen *Cione* darstellt, gibt davon wie von den folgenden Stadien ein Übersichtsbild. Ihr Kern befindet sich im Zustand der ersten unterschiedenen Phase und stellt den

Knäuelzustand des fädigen Chromatins

dar. (Fig. 2 von *Cione*). In diesem Stadium müssen alle jene Veränderungen der chromatischen Substanz in Fadenform vor sich gehen, die neuerdings von jungen Eiern vielfach beschrieben wurden. Da ich bei der Kleinheit des Objekts nach diesen Erscheinungen gar nicht gesucht habe, begnüge ich mich mit der Konstatierung dieses Spiremstadiums, während dessen eine Größenzunahme des Kerns nicht statthat.

Allzu lange scheint der Kern in diesem Zustand nicht zu verharren; denn damit ausgezeichnete Zellen sind im Vergleich zu den nächsten Stadien nur in geringer Anzahl vorhanden. Gehen wir im Ovar von *Cione* in der Richtung weiter, in der wir vom Epithel zu dem genannten Stadium kamen, so bemerken wir ein zunehmendes Undeutlichwerden des Fadenknäuels, der etwa drei Viertel des Kernlumens ausfüllte, und sehen bald den ganzen Kern erfüllt von einem unregelmäßigen achromatischen Netz, auf dem Chromatinteilchen in verschiedener Dichtigkeit und von verschiedener Größe verteilt sind. Wir haben den

Netzzustand des aufgelockerten Chromatins.

Aus Fig. 3 sind diese Angaben ersichtlich. Im engen Anschluß daran sind am Kern nun drei auffallende Erscheinungen zu beobachten. Erstens vermehrt sich sein Volumen, zweitens wird ein deutlicher Nucleolus sichtbar, und drittens beginnt die Chromatinemission (Fig. 4—6). Von der Massenzunahme des Kerns ist zu sagen, daß sie während dieser ganzen Phase gleichmäßig fortschreitet. Ich werde später darauf noch einmal zurückkommen. Daß der Nucleolus schon während des Spirems vorhanden und nur verdeckt war, halte

ich für unwahrscheinlich; denn sonst müßte er in Kernen, wie sie Fig 3 darstellt, zu erkennen sein. An Präparaten nämlich, die nicht mit Eisenhämatoxylin gefärbt sind, ist der Nucleolus mehr durchscheinend, während die übrige chromatische Substanz ein opakes Aussehen hat. Während des ganzen Netzzustandes im Kern wächst der Nucleolus und erweist sich gleichartig, d. h. ohne Vacuolen oder dergl. Nicht selten beobachtete ich andre nucleolenartige Chromatinkugeln, die dem großen Nucleolus in bezug auf zeitliches Auftreten und tinktoriell gleichen, aber bei *Cione* ganz klein bleiben, wenig größer bei *Ascidia* (Fig. 14) werden, während bei *Cynthia* neben dem Hauptnucleolus häufig ein kleinerer, aber sofort erkennbarer Nebennucleolus sich lange erhält. Ich bin der Ansicht, daß der Nucleolus einen Speicher derselben Substanzen darstellt, die auch sonst den Kern erfüllen, — daß seine Grundmasse eine achromatische Substanz ist, die das Kernnetz bildet, in welcher Grundsubstanz die chromatischen Teilchen in feiner Verteilung eingelagert sind, wodurch das durchscheinende Aussehen bewirkt wird. Für diese Anschauung spricht das Auftreten und das Wachstum des Nucleolus in dieser Phase ebenso wie die Umbildungen, die er in der nächsten erfährt.

Als dritte und auffälligste Erscheinung dieser Phase nannte ich die Chromatinemission. Sie steht offenbar im innigen Zusammenhang mit der eigenartigen feinen Verteilung und Auflockerung der Kernsubstanz: denn sie dauert ebenso lange wie diese, und man könnte den Netzzustand des Kerns auch als die Phase der Chromatinemission bezeichnen. Die Fig. 4—7 zeigen solche Stadien von *Cione*, Fig. 14 von *Ascidia* und Fig. 29 von *Cynthia*. Im Kernnetz ist das Chromatin in Form feiner Flocken und kugeliger Gebilde zu sehen. Möglich ist, daß individualisierte Körper vorhanden sind, die durch rege Substanzabgabe, die gleichsam Wolken um sie bildet, verdeckt werden, direkt zu beobachten sind sie jedenfalls nicht. Nicht unerwähnt lassen möchte ich, daß im Präparat das Chromatin führende achromatische Netz oft den Eindruck erstarrter Ströme hervorruft, die Zentren größerer Dichtigkeit miteinander und mit der Kernmembran verbinden. Der Gedanke an eine lebhafte Funktion wird dadurch hervorgerufen, wovon ich im theoretischen Teil sprechen werde. Eine Kernmembran ist von Anfang an deutlich zu bemerken. Es besteht so die Frage, wie das Chromatin diese Membran passiert. Risse und Auflösungen, wie sie meist von den Autoren, die den »Austritt von Chromidien« beschrieben haben, angegeben werden,

konnte ich nie beobachten. Ich spreche auch absichtlich nicht von einer Auswanderung von Chromidien, sondern von Chromatinemission. Nach meinen Präparaten scheint die chromatische Substanz in feinster Verteilung zur Kernmembran zu gelangen, diese zu durchdringen oder durch sie ausgeschieden zu werden, so daß sie dann dem Kern eine Zeitlang kalottenartig aufsitzt (Fig. 7 unten z. B.). Die Chromatinemission dauert ununterbrochen an, bis sie an Intensität abnimmt und schließlich aufhört, wobei auch im Kern (und deutlicher noch im Eiplasma) Veränderungen eintreten, die diese Phase als beendigt anzeigen. Es wurde bei allen untersuchten Formen nur diese eine Chromatinemission beobachtet; im weiteren Eiwachstum findet keine mehr statt.

Nach dem Abschlusse der Chromatinemission werden im Kern deutlichere Formungen sichtbar. Er befindet sich im

Zustande des fädig geformten Chromatins.

Fig. 8 zeigt von *Cione* den Beginn dieses Zustandes. Von nun an sind im Kern immer zahlreiche chromatische Teile sichtbar, die reihenweise einer achromatischen fadenförmigen Grundmasse ein- oder aufgelagert sind. Ob diese Fäden kontinuierliche Individuen sind, kann ich nicht entscheiden, da ich sie nie durch Schnittserien verfolgt habe. Scheinbare Anastomosen können durch Übereinanderlagerung vorgetäuscht und die Anzahl der Fäden durch Schnittbilder lockenartig gewundener Gebilde überschätzt werden.

Während dieses Kernzustandes gehen hauptsächlich im Nucleolus auffällige Veränderungen vor sich. Er behält nämlich ungefähr dasselbe Volumen, das er mit dem Abschluß der vorigen Kernphase erreicht hat, verliert aber offenbar beträchtlich an chromatischem Inhalt, indem er einer zunehmenden Vacuolisierung verfällt (Fig. 21—26 von *Styela*, Fig. 9 von *Cione*, Fig. 30 und 16—18 von *Ascidia*). Umbildungen des Kerns im ganzen treten mit Abschluß dieser Phase ein. Alles Karyochromatin verliert an Färbbarkeit, und es kommt zu der bekannten Auflösung des Keimbläschens, die durch ein Undeutlichwerden der Membran und mannigfache Lappung der Kontur eingeleitet wird. Andeutungen davon zeigt Fig. 26 von *Styela*, Fig. 28 von *Cynthia*. Diese Prozesse schreiten fort, so daß bald kaum mehr etwas im Kern und dann vom Kern zu unterscheiden ist (Fig. 18 und 19 von *Ascidia*). Der Nucleolus hat schließlich nur noch die Tinktion, wie sie früher seine Vacuolen zeigten, und endet wohl mit seiner

Auflösung. Eine Ausstoßung ins Plasma wurde nicht beobachtet. Gebilde, wie sie Fig. 19 im sich auflösenden Keimbläschen zeigt, dürfen wohl als Chromosomen für die Reifungsteilung gedeutet werden. Ihr weiteres Schicksal habe ich nicht verfolgt.

Da bei der Auflösung des Keimbläschens Kernstoffe ins Eiplasma gelangen, so könnte man sie mit der Chromatinemission vergleichen. Ein solcher Vergleich lehrt nun, daß es sich um zwei völlig verschiedene Vorgänge handelt. Man vergleiche nur die Fig. 14 und 18, beide von *Ascidia*. Ganz abgesehen davon, daß sich das Eiplasma beidemale in einem ganz andern Zustand befindet — das eine Mal noch lange vor, das zweite Mal nach beendeter Dotterbildung —, ist der Emissionskern drall, sehr tinktionsfähig und das emittierte Chromatin behält seine Färbbarkeit vollständig, während der Auflösungskern ein runzeliges, farb- und formloses Aussehen hat und so verschrumpft, daß sein Raum bald von der Dottermasse eingenommen wird (Fig. 12 von *Cione*, Fig. 20 von *Ascidia*).

Rekapitulieren wir die Kernvorgänge im Wachstumsei noch einmal kurz: Im ersten Stadium, in dem der Kern, ohne an Umfang zu gewinnen, nicht allzu lange verharrt, findet sich der chromatische Inhalt in Fadenform aufgeknänelt. Daran schließt sich ein allmähliches Wachstum des Kerns, indem zuerst das Chromatin bei seiner Verteilung auf einem achromatischen Netz einen ansehnlichen Nucleolus bildet und reichlich Chromatin emittiert, dann den Nucleolus allmählich wieder rückbildet, während das Karyochromatin Fadenform annimmt, um schließlich bis auf die Chromosomen der Reifungsspindel der Auflösung zu verfallen.

B. Das Eiplasma.

Die drei Phasen, die ich für die Vorgänge im Kern des Wachstumseis der Ascidien angenommen habe, stehen wie gesagt in innigstem Zusammenhang mit dem Verhalten des Eikörpers. Um die Kerne mit geknäueltem Chromatinfaden liegt eine Schicht von Plasma, die da, wo Zellgrenzen zu bemerken sind, z. B. an den Rändern der Einestchen oder bei einzeln oder wenig dicht liegenden Eichen, eine Dicke von etwa dem halben Durchmesser des Kerns aufweist. Das Plasma ist schwach färbbar, bei reiner Eisenhämatoxylinfärbung z. B. überhaupt nicht zu sehen, da es für Kernfarben gar keine Affinität besitzt. Bei Färbung mit Boraxkarmin, deut-

licher mit Eosin oder Lichtgrün, zeigt sein optisches Bild eine zierliche Schaumstruktur (Fig. 2). Das Eiplasma befindet sich im

Zustand der primären Achromasie.

Dieser Zustand dauert an, wenn im Kern die beschriebene Netzbildung vor sich geht, und weiter solange, bis eine gewisse Chromatinmenge emittiert ist. Das extranucleäre Chromatin verteilt sich nämlich, wie sich deutlich verfolgen läßt, im Eiplasma und verleiht ihm, indem es die Eigenschaften, die es als Karyochromatin besaß, also für unsre morphologische Betrachtung seine eigenartige Färbbarkeit und seine Eigentümlichkeit im Präparat als feine Partikeln oder Konglomerat solcher Partikeln zu erscheinen, beibehält, eine bei allen versuchten Farbstoffen gleichsinnig auftretende Tinktion. Bevor ich die Art und Weise der Verteilung des Emissionschromatins im Cytoplasma im einzelnen schildere, will ich konstatieren, daß während der zunehmenden Chromatisierung des Plasmas, die Hand in Hand geht mit andauernder Emission aus dem Kern, ein allmähliches Zellwachstum stattfindet. Die Zelle assimiliert die ihr durch das Blut der Ovariallakunen zugeführten Nährstoffe, wobei eine reine Vermehrung bereits vorhandener Substanzarten vor sich geht; denn wenigstens morphologisch ist keine neue Erscheinung in der Zelle zu entdecken.

Wenn der Kern aufhört, Chromatin zu emittieren und sein Inhalt in die dritte Phase, die der fädigen Bildungen eingeht, ist das Plasma so dicht mit chromatischer Substanz erfüllt, daß seine anfänglich deutlich wahrnehmbare Struktur durch die Überlagerung mit opaken Massen kaum noch erkennbar ist. Der Eikörper befindet sich im

Zustand der Chromasie

(Fig. 8 von *Cione*, Fig. 15 von *Ascidia*, Fig. 21 von *Styela*). Im wesentlichen stimmen die untersuchten Formen in bezug auf die Verteilung des Chromatins im Plasma überein. Nach Durchdringung der Kernmembran sammelt sich das Chromatin auf der äußeren Oberfläche zunächst zu kleinen und kleinsten Klümpchen an, die anfangs nicht größer sind als die Körnchen im Kernnetz. Entweder entfernen sich diese Klümpchen nun alsbald vom Kern, indem sie auf das plasmatische Gerüst übergleiten und irgendwie weiterbefördert werden, wie auf den ersten Stadien von *Cione* (Fig. 4 und 5) und länger noch bei *Ascidia* (Fig. 14) und *Cynthia* (Fig. 29), oder sie verbleiben länger

auf der Kernmembran, nehmen an Masse zu und bilden größere Kuppen (z. B. Fig. 7, ein späteres Stadium von *Cione*). Von diesen Kuppen aus findet schließlich eine Verteilung durch Auflockerung statt, wofür mir flockige Gebilde an Stelle der Kuppen zu sprechen scheinen (Fig. 6 und 8).

Zur Bildung eines merkwürdigen Dinges kommt es bei *Cione*. Von allen Eiern im Stadium der Chromasie und den ihr folgenden Stadien findet sich im Plasma ein sich stark kernfärbendes Gebilde, das von den Autoren hier und auch bei andern Ascidien, die ich selbst nicht untersucht habe (*Ascidiella*, *Corella*) als Dotterkern, intravitelliner Körper und dergleichen beschrieben und zuweilen (FLODERUS 96) als aus dem Keimbläschen ausgewanderter Nebennucleolus betrachtet wurde. Ich habe mich nun davon überzeugt, daß dieses Gebilde, das sich in seiner ganzen Struktur, Tinktionsaffinität usw. in nichts von den Chromatinkuppen unterscheidet, wie sie in den Stadien, die der höchsten Chromasie unmittelbar vorangehen, auftreten, auch tatsächlich eine solche abgelöste, der Auflockerung entgangene und im Medium des Plasmas sphäroide Gestalt annehmende Chromatinansammlung ist. Auch sein weiteres Schicksal spricht dafür. Es persistiert noch ziemlich lange. Dabei nimmt es an Volumen zu, indem um ein dichteres Korn weniger dichte Schichten sich zeigen (Fig. 10). Allmählich treten lockere Partien im Innern auf, die Form wird unregelmäßig und von der Oberfläche werden Flocken abgegeben, die einen chromatischen Nebel um das Gebilde bilden und zuweilen wie eine Strahlung aussehen (Fig. 11). Noch auf so späten Stadien wie Fig. 9 ist es zu bemerken, um dann bald ganz zu verschwinden. Ein weiteres auffallendes Bild fand ich bei *Ascidia* (Fig. 30), zwar bei weitem nicht mit der Regelmäßigkeit wie den Dotterkern von *Cione*, aber immerhin öfter, am deutlichsten bei Sublimatfixierung. Zur Zeit der maximalen Chromasie und noch etwas danach ist das Plasma durchsetzt von pseudochromosomenähnlichen chromatischen Schleifen, die dann verschwinden. Zwar findet bei *Ascidia*, wie oben ausgeführt und wie es ja auch bei *Cione* der Fall ist, anfänglich eine direkte Verteilung des Emissionschromatins statt; aber ich glaube doch, daß man diese dünnen, ephemeren Chromatinfäden als nichts andres als Verteilungsfiguren zu deuten braucht, wenn man nicht folgende Möglichkeit in Frage zieht: Wie oben dargelegt, ist für das Netzstadium des Kerns, während dem die Emission stattfindet, eine rege Assimilationstätigkeit der Zelle anzunehmen. Es ist nun nicht ausgeschlossen, ja sogar einigermaßen

wahrscheinlich, daß das emittierte Chromatin noch Assimilationsfähigkeit besitzt. Dann könnte man in unserm Fall »Dotterkern« sowohl wie »Pseudochromosomen« für Plasmachromatin in Assimilationstätigkeit ansehen. Für gewisse theoretische Anschauungen wäre das sehr bedeutungsvoll. Die Volumzunahme des freien Dotterkerns ist aber nicht für diese Deutung verwendbar, denn sie rührt daher, daß die sich zur Ablösung vorbereitenden Partien eine Verminderung ihrer Dichtigkeit erfahren. Bei *Cynthia* und *Styela* kamen mir keine ähnlichen Erscheinungen zu Gesicht.

Im Zustand der maximalen Chromasie verharrt das Ei während der nächsten Wachstumstadien. Der Kern weist die fädigen Bildungen auf. Das Plasmachromatin erfährt von ihm aus keine Vermehrung mehr. Lediglich eine Zunahme durch eigne Assimilationstätigkeit ist für gewisse Fälle, wie ausgeführt, vielleicht möglich. Bei *Styela*, deren Verhältnisse ich zunächst eingehender anführe, geht folgendes vor sich. Die Dichtigkeit der chromatischen Substanz im Zellkörper ist anfangs sehr verschieden. Dunklere Inseln in hellerer Grundmasse sind allenthalben zu sehen — die Verteilung des Chromatins ist noch ungleichmäßig (Fig. 21). Nach und nach verschwinden die chromatischen Häufungen, so daß der Anblick ein mehr gleichartiger wird, woraus auf eine zunehmende Gleichartigkeit des Zellkörpers zu schließen ist (Fig. 22). Das letzte Stadium der reinen Chromasie ist erreicht, wenn das Plasmachromatin eine solche Verteilung erfahren hat, daß abgesehen von wenigen noch persistierenden Klümpchen das Chromatin so im Zellplasma verbreitet ist, daß überall die durch die plasmatische Schaumstruktur bedingten hellen Lumina auf dünnen Schnitten zwischen den chromatintragenden Wabenwänden im optischen Bild sichtbar werden (Fig. 23). Bei *Cynthia* liegen die Verhältnisse ebenso (Fig. 27). Bei *Cione* und *Ascidia* bestehen zeitliche Verschiebungen. Während in der einen Partie des Eikörpers die Verteilung des Chromatins noch nicht beendet ist, gehen in andern Teilen bereits jene Veränderungen der nächsten Bildungsphase vor sich, auf die ich gleich zu sprechen kommen werde. Das sind natürlich keine prinzipiellen Unterschiede. Ein leichteres Verständnis ist jedoch da möglich, wo reinliche zeitliche Trennungen bestehen, weshalb ich mich bei der Schilderung vorzüglich an solche Fälle halte. — Mit dem gleichmäßig und locker verteilten Chromatin hat die Chromasie ihre vollkommenste Ausbildung erreicht, bevor neue Veränderungen vor sich gehen.

Jetzt hebt jener Prozeß an, zu dem die vorhergehenden Vorgänge vielfach nur einleitende Vorbereitungen waren und der als die wichtigste Bildung von allen während des Wachstums im Eikörper verlaufenden angesehen wird. Es kommt zur

Dotterbildung.

Vorausschicken will ich, um es zu erwähnen, daß mit dem Beginn der Dotterbildung auch von den Follikeln aus, die inzwischen entstanden sind, morphologische Beziehungen zum Zellkörper entstehen, indem die sogenannten Testazellen auftreten. Darüber werde ich noch ausführlich im nächsten Kapitel sprechen. Von der Dotterbildung will ich zuerst die gröberen morphologischen Erscheinungen schildern und dann die Einzelheiten genauer betrachten. Ein Vergleich der Fig. 24 bis 26 und 28 lehrt das Wesentliche davon. Sofort in die Augen fällt die synchrone und nach den Mengen umgekehrt proportionale Abnahme des Plasmachromatins und Zunahme der Dotterelemente — Erscheinungen die man bei *Styela* z. B. in minutiösester Weise bei einer genügenden Anzahl von Präparaten fast für das Auftreten einer jeden einzelnen Dotterkugel verfolgen kann. Durchmustert man Eier im Zustande der maximalen, lockeren Chromasie, so entdeckt man bald hin und wieder ein einziges Dotterelement, eine Gruppe von einigen wenigen und bei nicht viel älteren (größeren) Eiern Häufchen und Haufen hier und dort im Plasma als helle Inseln abgehoben von der dunkeln chromatischen Masse. Die ersten Dotterspuren finden sich nicht in besonderer Nähe des Kerns, wie oft angegeben wird, sondern sind im Plasma unregelmäßig verbreitet. Auf Fig. 30 z. B. (von *Ascidia*) sind vier einzelne und einmal zwei Dotterkugeln mitten im Zelleib zu sehen.

Der Dottervermehrung folgt das Eiwachstum. Die anfänglich vereinzelt liegenden Dotterinseln führen allmählich zu Fusionen. Das Plasmachromatin bildet dabei zwischen den einzelnen Dotterelementen äußerst schmale und zwischen den Inseln breitere Brücken, die Bezirke verbinden, in denen es sich noch in größeren Ansammlungen erhalten hat (Fig. 25). Bilder wie Fig. 26, die bereits eine sehr reichliche Dotterproduktion aufweisen, lassen einen zentralen, perinucleären dotterreichen und chromatinarmen Bezirk von einem peripherischen, dotterarmen und chromatinreichen unterscheiden. Solche Stadien sind äußerst häufig. Sie kommen wohl dadurch zustande, daß die wenig bewegliche deutoplasmatische Dottermasse das mobilere chromatinführende Protoplasma an die Eioberfläche drängt.

Solche Bilder haben auch den Anlaß zur Behauptung von der Dotterbildung in Kernnähe gegeben. Welche Bedeutung ihnen meines Erachtens zukommt, werde ich bei Behandlung der Testazellen ausführen. Konstatieren will ich hier nur, daß der peripherische Chromatinmantel im Anschluß an die Dotterbildung nicht verschwindet, also sozusagen als Rest übrigbleibt. Zur Zeit, wo das Keimbläschen seine Auflösung erleidet, ist die Dotterbildung vollendet: das Ei hat ein durchaus achromatisches Aussehen. Es befindet sich im Zustand der

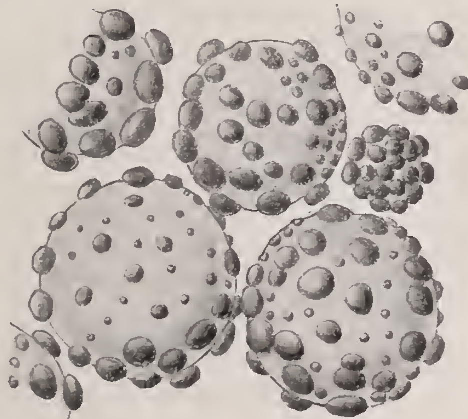
sekundären oder vitellinen Achromasie,

deren sukzessive Heranbildung korrespondiert mit dem Zustand fädiger Formungen im Keimbläschen. Fig. 28 zeigt *Cynthia* kurz vor der maximalen vitellinen Achromasie, Fig. 18 *Ascidia* noch ein wenig weiter, Fig. 20 das Reifei voll Dotter derselben und Fig. 12 dasselbe von *Cione*. Der von *Styela* oben geschilderten Dotterbildung ist die von *Cynthia* vollständig ähnlich; nur die Dotterelemente von *Cynthia* sind größer als die von *Styela*. Daß sich *Ascidia* fast ebenso verhält, lehrt die Vergleichung von Fig. 16 mit 24, von Fig. 17 mit 25 und Fig. 18 mit 28. Bei *Ascidia* weisen die aus beträchtlich kleineren Elementen bestehenden Dotterkonglomerate eine gedrängtere Aneinanderlagerung auf. Auch *Cione* lehrt nichts Neues und hat eben die Eigentümlichkeit, in seinem »Dotterkern« längere Zeit einen chromatischen Herd zu besitzen (Fig. 9). Auf Fig. 11 ist in der Nähe des sich auflockerndern Dotterkerns ein Dotterelement zu sehen (rechts oben).

Betrachten wir nun die feineren Einzelheiten bei starker Vergrößerung. Hier interessieren vor allem die Beziehungen der chromatischen Substanz zum Dotter. Daß chemische Beziehungen bestehen, ist wohl durch die geschilderten Zeit- und Massenproportionen außer Zweifel. Morphologisch ist folgendes erkennbar. Die Dotterelemente haben sphärische Gestalt. Im stark chromatischen Plasma eben produzierte kleine Dotterkugeln stecken wie ein Kern in einer Schale, die sich aus chromatischen Partikeln zusammensetzt. Diese an eine Brombeere erinnernde Hülle nimmt an Dichte und Dicke mit dem Wachstum der Dotterkugel ab und haftet der fertigen höchstens noch als fleckiger Rest an oder ist ganz verschwunden. Solche Gebilde liegen zu Beginn der Dotterbildung in kleinen Alveolen des chromatischen Plasmas, um nicht zu sagen in seinen Wabenräumen

Deutlich sichtbar werden diese Dinge bei Dotterbildungen, die erst bei fortgeschrittener Achromasie vor sich gehen, wo die Helligkeit des Präparats mehr sehen läßt. Fig. 36 (*Cynthia*) zeigt oben optische Durchschnittsbilder von chromatinbesetzten Dotterkugeln, zwischen denen noch restliches Chromatin liegt. Ähnliches bringt Fig. 13 von *Cione*. Textfig. A gibt ein plastisches Schema davon. Diese Vorkommnisse mit dem vorhin genannten zusammengenommen sprechen außerordentlich für die hohe Bedeutung des Plasmachromatins für die Dotterbildung — wenn man nicht gleich in dieser Produktion seine fundamentale Funktion sehen will; auch darüber im theoretischen Teil.

Textfig. A.



Der Zelleib des erwachsenen Eis ist vom Dotter gleichmäßig erfüllt. Trotzdem bietet das Schnittbild ein getigertes Aussehen (Fig. 12 und 20), das durch intervitelline Chromatinreste hervorgerufen wird. Die intervitellinen Chromatinreste finden sich auch noch im Ovidnktei, scheinen also keine weiteren Veränderungen zu erfahren.

Ein Rückblick auf die Zellkörpervorgänge im Wachstumsei ergibt folgendes: Das Plasma der jüngsten Oocyten erster Ordnung weist die morphologischen Eigenschaften gewöhnlichen Zellplasmas auf; es befindet sich in dem Zustand primärer Achromasie, der unter zunehmendem Wachstum des Eies durch Chromatinemission vom Kern aus in den Zustand der Chromasie übergeführt wird. Im chromatischen Eikörper geht die Dotterbildung vor sich, wobei das Plasmachromatin innige Beziehungen zu den Dotterelementen verrät, indem seine Verminderung gleichzeitig mit der Zunahme des Dotters erfolgt und die Mengen sich umgekehrt proportional verhalten. Restliches Chromatin tritt, sofern es einen oberflächlichen Mantel um die Dottermasse bildet, die das Ei gleichmäßig erfüllt, in Beziehung zu den inzwischen erschienenen Testazellen; sofern es intervitellin liegt, bleibt es un-

verändert im Ei, das zur Ablage gelangt. Nach vollendeter Dotterbildung befindet sich das Ei im Zustand der sekundären oder vitellinen Achromasie.

C. Kern und Plasma.

Ich möchte hier noch auf die innigen Beziehungen zwischen Kern und Plasma, denen man ja neuerdings wieder viel Beachtung schenkt, hinweisen und noch einiges über die Größenzunahme des Eis bemerken.

Da der Kern allseitig vom Plasma umschlossen ist, so muß seine Ernährung immer durch dessen Vermittelung geschehen. Schon dadurch ist der ganz gewöhnliche Zusammenhang von Kern und Plasma gegeben. In unserm Falle sehen wir aber noch einen andern sich deutlich morphologisch äußern. Bei der Chromatinemission treten geformte Substanzen vom Kern ins Plasma, das sie allmählich vollständig durchdringen. Da nun allgemein das Chromatin als die spezifische Kernsubstanz betrachtet wird, so haben wir eine Beeinflussung des Plasmas von seiten des Kerns im individuellen Zellleben, die, wenn wir erst gar die für das Ei besonders charakteristische Dotterbildung damit im Zusammenhang sehen, wie kaum etwas geeignet ist, auf die Bedeutsamkeit der Kernplasmaprobleme aufmerksam zu machen. Einen Vergleich des Wachstums von Kern und Plasma, sofern es sich lediglich um Volumvermehrung handelt, habe ich in exakter Weise nicht durchgeführt. Bei konserviertem und in Schnitte zerlegtem Material stößt dergleichen deshalb auf große Schwierigkeiten, weil es kaum möglich ist, mit Sicherheit den größten Durchmesser des Eis und des Kerns desselben Eis genau aufzufinden und zu messen. Völlig illusorisch wird eine solche Messung dann, wenn sich herausstellt, daß die Ovarialeier namentlich im fixierten Zustand von der rein sphärischen Gestalt beträchtlich abweichen. Am lebenden Objekt habe ich keine Messungen versucht. Sie dürften nicht viel Resultate ergeben, da ungefärbte Eier kaum ihr Bildungsstadium erkennen lassen und bei älteren Stadien der reichliche Dotter den Kern überhaupt nicht sehen läßt.

Ohne Messungen durch bloße vergleichende Betrachtung habe ich folgenden Eindruck vom Wachstum des Kerns und des Plasmas bekommen: Sobald mit dem Eintritt ins Netzstadium der Kern überhaupt zu wachsen beginnt, nimmt sein Volumen gleichermaßen mit dem des Plasmas zu. Bei Eintritt der Chromasie hat die Plasmaschicht etwa die Dicke des Kernradius gerade noch wie im Spirem-

stadium (Fig. 2—8). Wenn die Chromasie den lockeren Endzustand ihres Maximums erreicht hat, ist das Plasmavolumen im Verhältnis zu dem des Kerns größer. Obwohl der Kern bis zur Einleitung seiner Auflösung immer noch an Umfang gewinnt, bleibt er doch im Vergleich zum Eikörper so zurück, daß das anfängliche Verhältnis nicht unbeträchtlich gestört wird. Hier scheint es mir nun äußerst wichtig zu betonen, daß es ja nicht eigentlich das Protoplasma des Zelleibes ist, das so übermäßig zugenommen hat, sondern lediglich deutoplasmatische Substanz, ein Plasmaprodukt, Dotter. Der Eikörper hat dadurch allerdings an Volumen gewonnen; er ist aber im engeren Sinne des Wortes nicht so sehr gewachsen, als vielmehr gedehnt oder aufgebläht worden. Wenn nun die Auflösung des Keimbläschens erfolgt und nur noch die Chromosomen davon übrigbleiben, besteht freilich die Behauptung zu Recht, daß das Volumen der Kernmasse im Verhältnis zum Plasma auch ohne Deutoplasma kleiner ist als zu Beginn des Eiwachstums. Daß der Kern der ganz jungen Oocyte (Spirem) bereits im Verhältnis zum Plasma übermäßig gewachsen sei, kommt mir ganz unwahrscheinlich vor; denn der junge Oocytenkern hat die Größe des Oogonienkerns, ja übertrifft sogar die Kerne des undifferenzierten Epithels kaum an Größe.

II. Die Follikel und ihre Derivate.

Die Eibildung der Ascidien ist eine follikuläre.

Ihre komplizierten Verhältnisse gaben Veranlassung zu den zahlreichen widerspruchsvollen Untersuchungen über diesen Gegenstand, worüber ich im historischen Teil berichte. Man sieht heute die Bedeutung der Follikel darin, daß sie dem Ovarialei die Nährflüssigkeit in vielleicht vorbereitend umgewandeltem Zustand zuführen, um dann dem abgelegten Ei nicht selten noch ganz oder teilweise als schützende Hülle zu dienen. Über den Ursprung der Follikel werden im allgemeinen zwei Angaben gemacht, indem sie bei den einen Formen aus abortiven Eiern hervorgehen, die gleichsam zugunsten ihrer Geschwister auf eigne Ausbildung verzichten, bei andern aus zugewanderten oder vom Ei bei Ein- oder Ausstülpungen gegen Gewebe mitgerissenen Körperzellen gebildet werden sollen.

1. Die Follikelmutterzellen.

Ich schicke dies meinem Bericht voraus, weil ein Blick auf einen Schnitt durch ein Ascidienovar zunächst alle diese Möglich-

keiten als in Betracht kommend erscheinen läßt (Fig. 1 von *Cione*). Man sieht Eier in allen Stadien, die jüngeren in Nestern, je älter und größer sie werden, desto mehr aus dem Verbande gelöst — und außer diesen deutlich als solchen erkennbaren Eiern finden sich Zellen, die in kontinuierlichen Epithelien das Ovar durchziehen, die Einester umgeben und den größeren Eiern anliegen, wobei sie oft durch das Wachstum des Eies, dem sie an bestimmter Stelle anhaften, den Epithelverband aufgegeben haben. Auch sonst bemerkt man zuweilen solche Zellen freiliegend. Sie enthalten einen mäßig chromatischen, meist ovoiden Kern, den eine helle Plasmaschicht umgibt (Fig. 6). Ganz dasselbe Aussehen haben aber nun die Zellen desjenigen Epithels, das sich dadurch, daß es allmählich in Oogonien und Oocyten übergeht, als Keimepithel erweist. Ich glaube mich daher zu der Annahme berechtigt, daß alle diese Zellen nichts andres sind als undifferenzierte Keimzellen, die allenthalben im Ovar erhalten bleiben neben den sich zu Eiern umbildenden Zellen und die dann an Orten, wo die Assimilationskraft der bereits übermächtig gewordenen Eizelle ihre Entwicklung hemmt, zu Follikelmutterzellen werden. Die Follikel der Ascidien verdanken also abortiven Eiern ihren Ursprung, mit welcher Annahme ich mich auch mit den meisten Autoren in Übereinstimmung befinde.

2. Die Bildung des inneren und äußeren Follikels und die Invasion der Testazellen.

Es ist meist zur Zeit lebhaftester Chromatinemission, wenn das Ei seiner Größe nach etwa in der Mitte steht zwischen dem Spiremstadium und dem der dichten maximalen Chromasie, daß sich angeben läßt, welchem Ei des gemeinsamen Stranges die anliegenden Follikelmutterzellen von nun an angehören werden (Fig. 6).

Die Zahl dieser Zellen ist keine große. Auf den Schnittbildern bekommt man drei bis zwölf zu sehen, woraus hervorgeht, daß sie auf der Eioberfläche unregelmäßig zerstreut liegen, was bei kleineren Eiern und bei tangentialen Schnitten auch direkt zu beobachten ist. Durch das Eiwachstum werden die Zellen zunächst noch weiter auseinandergerückt (Fig. 7 und 8). Während das Ei sich in der maximalen Chromasie befindet und in ihm jene Veränderungen vor sich gehen, die der gleichmäßigen und lockeren Verteilung des Chromatins dienen, machen die Follikelzellen ihre bedeutungsvollste Entwicklung durch. Fig. 21 bis 23 zeigt dies im ganzen von *Styela*.

Sie vermehren sich ziemlich rasch und bilden bald eine kontinuierliche Schicht um das Ei, während die Vermehrung noch andauert, so daß, da sie mit größerer Geschwindigkeit erfolgt als das Volumen des Eis zunimmt, Zellen sowohl nach außen aus dem einschichtigen Verbande als auch nach innen in das Ooplasma hineingedrängt werden. Auf diese Weise ergibt sich ein Zustand, wie ihn Fig. 23 von *Styela*, Fig. 27 von *Cynthia* und Fig. 16 von *Ascidia* zeigt. Zu beiden Seiten einer ununterbrochenen Follikelzellschicht liegen diskontinuierlich einzelne Zellen, die sofern sie außen liegen, als äußere Follikelzellschicht bezeichnet werden, im Gegensatz zu der primären mütterlichen, von der sie abstammen und die nunmehr die innere heißt, — sofern sie im Ooplasma oder wenigstens in dieses eingedrückt sich befinden, nichts andres vorstellen als die sogenannten Testazellen.

Bevor wir das weitere Schicksal der Eihüllen und ihrer Derivate verfolgen, will ich wieder die Betrachtung einiger Einzelheiten einschieben. Die Follikelmutterzellen lassen zur Zeit ihrer Anlagerung an das Ei bei ihrer Kleinheit keine erheblichen Unterschiede bei den untersuchten Gattungen erkennen. Wie schon gesagt, haben sie ovoide Gestalt und legen sich dem Ei so an, daß ihr längerer Durchmesser zu der Eioberfläche tangential ist, während sie etwa soviel, als der kürzere Radius ausmacht, in das Ei eingesenkt sind. Durch Vermehrung in kontinuierlicher Schicht, und da sie auch an Größe zunehmen, drücken sie gegeneinander und nehmen kubische Form an. Sie weisen jetzt einen schönen, sehr weitmaschigen wabigen Bau auf. Ihr jetzt sphärischer, ursprünglich wie die ganze Zelle flach elliptischer Kern liegt central im Wabenwerk und enthält ein chromatisches Reticulum mit einem oder einigen Kügelchen, die man als Nucleolen ansehen kann. Daß lediglich Druckverhältnisse die Form bestimmen, geht noch daraus hervor, daß die als äußere Follikelzellschicht vorgedrängten Zellen, da im Ovar bei den wachsenden Eiern nicht viel freier Raum vorhanden ist, wieder abgeflacht werden, wohingegen die im flüssigen Medium suspendierten Testazellen an Leib und Kern sphärisch werden. Da die Testazellen aus jedem Gewebsverband ausgetreten sind, so führen sie ein ziemlich selbständiges Dasein und zeigen häufig, wie das wohl meist bei freien Zellen der Fall zu sein pflegt, amöboide Fortsätze. Auch sonst unterscheiden sie sich recht bald von ihren mütterlichen Follikelzellen. Ihr Wabenbau ist verschwommener und ihr Kern blässer, was auch begreiflich ist, da sie der lebhaften Funktion, die den

Follikeln das Passieren der Einährflüssigkeit doch wohl bereitet, entrückt sind.

Was die untersuchten Gattungen betrifft, so sah ich die schönsten Follikelemente bei *Styela*, die ich auch ausführlich abgebildet habe (Fig. 21 bis 26 und Fig. 31 bis 35). Keine deutliche äußere Follikelzellschicht habe ich bei *Ascidia* bemerkt. Testazellen wandern im Verhältnis zur Eigröße überall ungefähr gleichviel ein, mit Ausnahme von *Cione*, wo sie so zahlreich sind, daß sie auf gewissen Stadien in kontinuierlicher Schicht liegen, also auch weniger ins Eiplasma gedrückt und eher kubisch als rund sind (Fig. 9).

Zuletzt will ich den bei der Vermehrung statthabenden Teilungsmodus besprechen, über den ich, da ich in einem Vorurteil befangen war, lange kein abschließendes Urteil gewinnen konnte. Ich erwähne meinen Irrtum, da es naheliegt, auf ihn zu verfallen. Ich glaubte nämlich, die Teilung müsse eine mitotische sein, konnte aber in Stadien, wo dergleichen zu erwarten war, nie Mitosen finden. Lediglich mit Boraxkarmin gefärbte Eier, die bereits reichlich Dotter führten und deren nahe beisammenliegende Testazellen, wie wir später sehen werden, allerhand chromatische Partikel führen, täuschten mir mitotische Teilungen vor, die sich nachträglich bei Betrachtung mit starken Systemen (Ap. im., n. A 1,3, 2 mm und Comp.-Oc. 18) als nichtig herausstellten, wie ja auch in diesem Eialter Teilungen a priori nicht zu erwarten sind. Erneute Untersuchungen an sorgfältig gefärbtem Material von *Styela* brachten mich zu der Anschauung von der amitotischen direkten Kernteilung der Follikelelemente, denen in frühen Stadien immer und später weniger regelmäßig auch eine Zellteilung folgt. In Eiern, wie sie Fig. 22 und 23 darstellen, findet man häufig Follikelzellkerne, die hantelförmig eingeschnürt sind oder aus zwei Teilstücken bestehen, die nur mehr lose zusammenhängen (Fig. 31). Ferner kommen langgestreckte Kerne in ebensolchen Zellen vor und zweikernige Zellen mit Einschnürungen in der Mitte, deren Kerne bald mehr tangential, bald mehr vertikal zur Eioberfläche nebeneinanderliegen (Fig. 32, 33, 34 links). Ich nehme nun an, daß auf das gestreckte Stadium des Kerns das hantelförmige, darauf die starke Einschnürung und schließlich völlige Trennung folgt, die sich endlich auch der ganzen Zelle mitteilt. Solche Teilungen gehen in drei Richtungen vor sich: innerhalb des primären einschichtigen Follikels (Fig. 32), nach außen (Fig. 33 links) und gegen das Eiplasma (Fig. 34), wodurch es zur Follikelzellvermehrung, Bildung des äußeren Follikels und der Testa-

zellen kommt. Teilungen der Testazellen, die bereits im Innern des Eis liegen, habe ich nicht beobachtet, obschon sie bei *Cione* nicht unwahrscheinlich sind, während bei den übrigen Gattungen wohl soviel Testazellen einwandern, als überhaupt vorhanden sind. Die morphologischen Eigenschaften der Teilungskerne sind dieselben wie sonst auch. Unregelmäßige Chromatinschollen und rundliche nucleolenähnliche Gebilde liegen in einem achromatischen Netz, das bei der Teilung sozusagen auseinandergezogen wird [1].

3. Das Chorion.

Wenn nach Überschreitung der maximalen lockeren Chromasie im Eiplasma die Dotterbildung einsetzt, erreicht die Testazelleninvasion ihr Ende. Dies zeigt sich durch eine untrügliche Erscheinung an. Es tritt nämlich eine membranöse Bildung auf, die die Follikelzellen vom Eikörper und damit auch von den Testazellen trennt und bei der ich eine Durchlässigkeit für feste Substanzen nie beobachtet habe. Dieses sogenannte Chorion ist als ein Produkt des Follikels zu betrachten, dem es stets eng anliegt, wenn z. B. irgendwelche Schrumpfungen stattgefunden haben. Es ist also nach der gebräuchlichen Terminologie den sekundären (oder follikulären) Eihüllen zuzurechnen. Die Art seines Erscheinens läßt vermuten, daß es durch Ausscheidung entsteht. Anfänglich ist es nämlich auf Schnitten als feine Linie zu sehen, die mit Lichtgrün oder Eosin

[1] Über die direkte Kernteilung stehen sich zwei Anschauungen gegenüber. Flemming, Vom Rath. H. E. Ziegler lassen sie am Ende von Reihen mitotischer Teilungen auftreten und sprechen den Teilprodukten, die der Degeneration verfallen sollen, weitere Teilbarkeit ab. Dem entgegen hält Plate, daß Amitosen, namentlich bei unregelmäßig geformten Kernen, dann eintreten, wenn die Teilprodukte gleichartige, sich nie mehr weiter differenzierende Elemente darstellen. Der vorliegende Befund von Amitosen bei Follikelzellen ist vielleicht geeignet, die Gegensätze zu vermindern, indem es sich allerdings um Abortiveier handelt, also um Zellen, die sich ehedem mitotisch teilten, nach den Amitosen aber, die sich mehrmals wiederholen, gleichartig und lebhaft funktionieren, bis sie degenerieren.

Flemming, 1891, Über Teilung und Kernformen bei Leukocyten usw. Arch. mikr. Anat. Bd. 37.

H. E. Ziegler, 1891, Die biolog. Bedeutung der amitotischen Kernteilung. Biol. Centralbl. Bd. 9. S. 272—389.

H. E. Ziegler und vom Rath, 1891, Die amitotische Kernteilung bei den Arthropoden. Biol. Centralbl. Bd. 9. S. 744—757.

Plate, 1898, Über regenerative Amitose usw. in den Atemröhren der Janellen. Arch. mikr. Anat. Bd. 51. S. 839—856. Taf. 28.

schön gefärbt ist. Bald verdickt sich die Linie ziemlich und erscheint dann doppelt konturiert. Letzteres hat seinen Grund darin, daß der anscheinend strukturlose Membranquerschnitt im mittleren Teil stärker lichtbrechend als an den Rändern ist, so daß der Eindruck einer hellen Innenschicht mit dunkeln Rändern erweckt wird. Wie die Follikel überhaupt, so ist auch das Chorion bei *Styela* am schönsten ausgebildet. Die Fig. 24 bis 26 stellen es in allmählicher Bildung dar. Fig. 35 zeigt es stärker vergrößert. *Cynthia*, *Cione* und *Ascidia* bilden ein ähnliches, nur etwas dünneres Chorion. In bezug auf seinen Bau zeigen sich am Chorion keine weiteren Veränderungen. Nur wenn das Ei das Ovar verläßt, also die Dotterbildung vollendet hat und seine Reife abschließt, wird das Chorion im Verein mit eigenartigen Vorgängen in den Testazellen vom Eikörper abgehoben, auf welche Erscheinung ich später zurückkomme (Fig. 12 und 20).

Nach Ausbildung des Chorions haben Follikel und Testazellen keine direkten Beziehungen mehr. Man kann daher das Schicksal beider unabhängig voneinander verfolgen.

4. Die Follikel.

Da das Schicksal der Follikel noch weit über die Eiablage herausreicht und es sich auch um bekannte und wenig zweifelhafte Dinge handelt, bin ich ihm nicht weiter nachgegangen. Bedeutende morphologische Veränderungen in den Follikelzellen treten nicht auf. Sie behalten den weitlumigen Wabenbau ihres Plasmas und den mäßig chromatischen Kern ziemlich unverändert. Zellteilungen finden wohl keine mehr statt, nachdem das Chorion gebildet ist. Dem wachsenden Ei passen sich die Follikel durch Dehnung an (*Styela*), oder es treten auch, namentlich zwischen den großzelligen Elementen, Lücken auf (*Cynthia*, Fig. 28). Zu Volumvergrößerung durch Quellung besteht allenthalben Neigung. Geformte Bildungen im Plasma, die recht selten zu sehen sind, weisen keine konstanten Verhältnisse auf. Der Durchtritt der Einährflüssigkeit äußerst sich also morphologisch nicht besonders, wenngleich die Struktur der Follikelzellen sozusagen schärfer ausgeprägt ist als die der Testazellen. Im lebenden Ovar sieht man die Fettkügelchen der Nährlösung, die sich bei Osmiumsäurezusatz tief schwarz färben, überall da liegen, wo zwei Follikelzellen sich berühren. Bei der Eiablage bleibt die äußere flachzellige Schicht im Ovar zurück und bildet ein Corpus luteum.

Bei großen Ascidien findet man stets zahlreiche entleerte Follikel. Der großzellige Mantel des innern Follikels bietet dem Ei eine schützende Hülle und quillt z. B. bei *Cione* schon im Cloakalraum zu jenen eigenartigen Zotten auf, die dem Ei als Schwebeapparat dienen.

5. Die Testazellen.

In den zu Testazellen differenzierten und ins Ooplasma invahierten Follikelderivaten gehen eine Reihe morphologischer Prozesse vor sich, die besonderes Interesse verdienen, da sie wohl ein Licht auf die Bedeutung jener eigenartigen zelligen Plasmaeinschlüsse werfen.

Was die Lage der Testazellen in dem vom Chorion umschlossenen Eiplasma betrifft, so nehmen sie für gewöhnlich die peripherische Schicht ein, wo sie in lichter Verteilung ungefähr in der Nähe der Stelle liegenbleiben, wo sie eingewandert sind — wenigstens gaben die einwandernden dasselbe topographische Bild wie die eingewanderten. Die amöboiden Fortsätze, die der im ganzen kugelige Zellkörper aussendet, scheinen keine locomotorische Bedeutung zu haben. Ihr Zweck erhellt vielmehr aus folgendem:

Sobald im Ei die Dotterbildung soweit gediehen ist, daß größere Dotterinseln im chromatischen Plasma zu sehen sind und die Chromasie in der Randschicht ihr hauptsächliches Residuum besitzt, treten in den Testazellen chromatische Partikeln auf, die von nun an fortwährend an Zahl zunehmen, bis die Testazelle vollständig damit angefüllt ist (Fig. 24 bis 26).

Sofern diese chromatischen Partikel am Rand der Testazelle liegen oder etwa in einem der pseudopodienartigen Fortsätze enthalten sind, haben sie vollkommen dasselbe Aussehen wie die chromatische Substanz im Eiplasma, sowohl was den tinktoriellen Charakter anbelangt als die eigentümliche Form eines unregelmäßigen ästigen Bröckelchens. Partikeln, die tiefer liegen, haben eine mehr rundliche Form und färben sich etwas schwächer und weniger schön, sondern eher sozusagen in einem schmutzigen Ton. Die Partikeln in der Testazelle nehmen in dem Maße zu, als die bei der Dotterbildung übrigbleibende Restschicht, von der ich oben gesprochen habe, abnimmt. Ferner ist die chromatische Füllung der Testazellen um so ausgeprägter bei den einzelnen Gattungen, je mehr peripherisches Plasmachromatin restiert. Im Stadium der vitellinen Achromasie des Eikörpers ist kein peripherisches Chromatin mehr vorhanden, die Testazellen hingegen sind auf das dichteste mit

chromatischen Partikeln so sehr erfüllt, daß sie kaum noch eine strukturelle Einzelheit, ja manchmal sogar kaum den Kern erkennen lassen (Fig. 28 von *Cynthia*). Beginnt die Auflösung des Keimbläschens, kommt das Ei also dem Zustand näher, wo es alle Funktionen seines individuellen Zellebens erfüllt haben muß, so hebt sich das Chorion vom Eikörper ab und die Testazellen verlassen die Dottermasse, um regellos in dem freien Raum zwischen Dotter und Chorion herumzuliegen (Fig. 12 von *Cione* und Fig. 18 von *Ascidia*). Dabei verändert sich der Inhalt der Testazelle in augenfälligster Weise. Der schmutzige Farbton, der früher schon die chromatischen Partikel, die tief in der Zelle liegen, auszeichnete, ergreift jetzt die gesamte Masse, die mehr und mehr an Färbbarkeit verliert. Es zeigen sich blasige Gebilde, Blähungen, Vacuolen in der Zelle, und endlich ist an ihrer Stelle nur noch ein Klumpen einer gelben glasartig durchscheinenden Masse vorhanden, die sich mit Ausnahme einiger dazwischen liegender chromatischer Fetzen überhaupt nicht mehr färbt.

Das ist in großen Zügen das Verhalten der Testazellen im Ooplasma. Ich glaube den ganzen Prozeß nur deuten zu können als Phagozytose. Die Testazellen invahieren, beladen sich mit restierenden Plasmachromatin, werden ausgestoßen und verfallen der Degeneration.

Die feineren Einzelheiten, auf die ich jetzt eingehe, bringen noch zahlreiche Beweise für meine Auffassung.

Eine rundliche Zelle mit breitlappigen Fortsätzen, die in einem Medium liegt, das in dünnerer Grundmasse feinkörnige Substanz führt, braucht nur etwas weniger dichtes Plasma als ihre Umgebung zu besitzen, um alsbald die festen Bestandteile in ihrer unmittelbaren Nähe aufnehmen zu können. So sehen wir in der jungen Testazelle alsbald die chromatischen Partikel, an denen ihre allseitige Umgebung überreich ist (Fig. 24). Je länger diese Partikel in der Zelle verweilen, d. h. je tiefer sie im Präparat in der Zelle liegen, desto stärker erscheinen sie umgebildet. Solange die Aufnahme eine sehr starke ist, macht sich die Umbildung weniger bemerkbar, so daß in der phagozytären Tätigkeit auf eine Phase vorherrschender Aufnahme eine Phase folgt, in der die Umbildung die Hauptrolle spielt.

Fig. 35 zeigt eine Testazelle zur Zeit lebhafter Phagozytose vom Stadium der Fig. 25 (*Styela*).

Könnte man einwenden, daß die auf der Zellgrenze liegenden und halb in die Zelle hineinragenden Partikeln nur durch Überlagerung

vorgetäuscht werden, so machen die Partikeln im Zellinnern diesen Einwand nichtig, auf den schon an sich niemand verfällt, der die kontinuierliche Reihe zunehmender Chromatinerfüllung gesehen hat. Die Aufnahme endet mit einem maximalen Stadium, wie es Fig. 36 aus Fig. 28 von *Cynthia* zeigt. Die Zelle ist geradezu überfüllt von den chromatischen Partikeln, die sich bereits in Umbildung befinden, und hat sehr bedeutend an Volumen gewonnen, wie ein Vergleich der bei derselben Vergrößerung gezeichneten Fig. 27 (invahierende Testazellen) und Fig. 28 (Testazellen nach beendeter Phagozytose) von *Cynthia* überaus deutlich beweist. Außerdem liegen in nächster Nähe der Zelle immer noch Partikeln, die offenbar nicht mehr aufgenommen werden konnten.

Daß die chromatischen Partikel nicht etwa vom Testazellkern selbst als Chromidien erzeugt werden, lehrt das Verhalten des Kerns, der seit seiner amitotischen Teilung kaum noch Anzeichen von Aktivität gibt. Er hat während des Aufnahmeprozesses meist eine unregelmäßige Gestalt, die ihm allem Anschein nach durch die Bewegung des Zelleibes aufgezwungen wird, bleibt immer klein und wird stets blässer, bis er bei der gleich zu besprechenden Umbildung des Testazelleninhalts zugrunde geht.

Die Phase der Umbildung in den Testazellen fällt in die vitelline Achromasie der Eizelle. Man kann diese Umbildung nicht gut eine Verdauung nennen, da sie zwar in erster Linie an den chromatischen Partikeln vor sich geht, aber ihr auch die Phagozyte selbst samt Kern verfällt. Dazu kommt noch, daß die Testazelle zu der Zeit aus dem Eiplasma ausgestoßen wird. Es handelt sich zweifellos um einen degenerativen Prozeß. Das Umwandlungsprodukt besteht in glashellen gelben Brocken, die jede Färbbarkeit verloren haben. Sie liegen in großen Blasen des vollständig vacuolisierten Plasmas, in dem der Kern oft gar nicht mehr und immer nur in hohem Grade zerfallen als verfärbtes Stückchen zu sehen ist. Fig. 37 gibt die degenerierte Testazelle von *Cynthia*, Fig. 38 die von *Ascidia*. Gewissen Dotterbildungstheorien gegenüber will ich ausdrücklich bemerken, daß das Degenerationsprodukt dem Dotter morphologisch in jeder Hinsicht unähnlich ist, worüber ein Vergleich sofort belehrt. Nicht so stark wie bei *Styela*, *Ascidia* und gar *Cynthia* ist die Chromatinphagozytose bei *Cione*. Hier sind die Testazellen so zahlreich vorhanden, daß sie nur eine Seite dem chromatischen Plasma zukehren. Deshalb brauchen sie auch nur geringere Mengen Chromatin aufzunehmen. Im übrigen erleiden sie dieselbe Umbildung und schließliche Expulsion (Fig. 12).

Ich habe nicht untersucht, welches Schicksal die Testazellen bei der Embryogenese haben, kann aber im Anschluß an meine Beobachtungen ihrer Degeneration und aus allgemeinen entwicklungsgeschichtlichen Gründen wohl denjenigen Autoren recht geben, die ihnen keine weitere Rolle zuerteilen. Die Funktion der Testazellen ist nach Beendigung ihrer Beteiligung an der Eibildung erschöpft.

Noch ein Wort über die Abhebung des Chorions vom Körper des Reifeies. Durch diese Abhebung entsteht jener freie Raum, in dem die Testazellen liegen. Er bildet sich, wenn das reife Ei das Ovar verläßt, und zwar offenbar, wenn durch Einwirkung des Seewassers im Cloakalraum der Ascidie eine Gallertabscheidung hervorgerufen wird. Eine solche Gallertschicht entsteht immer, wenn man Ovarialeier in Seewasser bringt, wie ich neben andern Autoren gesehen habe. Messungen ergeben, daß dabei eine Zusammenziehung des Eies vor sich geht. Die Gallerthülle hat wie die umgewandelten Follikelzellen dem flottierenden Ei als Schutz- und Schwebeapparat zu dienen.

Zusammenfassend ist über die Follikel und ihre Derivate zu sagen:

Epithelien undifferenzierter Zellen umschließen im Ovar die Nester heranwachsender Eier. Auf einem gewissen Stadium der werdenden Chromasie ist die Assimilationskraft des wachsenden Eis so übermächtig geworden, daß die dem Ei anliegenden Zellen in der eigenen Entwicklung gehemmt werden. Diese abortiven Eier vermehren sich amitotisch als Follikelmutterzellen, bis sie das Ei in kontinuierlicher Schicht umgeben. Weitere Vermehrung drängt Zellen aus dem einschichtigen Verbande, so daß einerseits ein äußeres Follikel gebildet wird, während in das Eiplasma die Testazellen gedrängt werden. Die Follikel erleiden wenig weitere Umbildung bis zur Eiablage, nachdem sie gegen den Eikörper das Chorion abgeschieden haben. Die Testazellen zehren im Eiplasma die bei der Dotterbildung restierende peripherische Chromatinmasse durch Phagozytose auf. Im reifen Ei werden sie aus dem Eiplasma ausgestoßen und verfallen der Degeneration, ohne je wieder irgend eine Funktion auszuüben. Es handelt sich also bei den Ascidien um follikuläre Eibildung, und zwar um die Besonderheit, daß zellige Follikelderivate ins Eiplasma eindringen, hier eine bestimmte Funktion ausüben und es dann wieder

verlassen, ohne etwa als Nährmaterial oder dergleichen Verwendung zu finden; denn man hat sie der fertig gebildeten auskriechenden Larve noch anhaften sehen, bis sie gelegentlich abgestreift werden. Ich möchte diesen eigenartigen Fall, wo Zellen gleichsam hilfeleistend für einige Zeit der Eibildung beistehen, durch den Namen auxiliäre Eibildung charakterisieren, als einen Spezialfall der follikulären Eibildung.

Historischer Teil.

Auf vorstehenden Seiten habe ich die Ergebnisse meiner eigenen Untersuchungen berichtet, ohne mich auf eine Diskussion der Übereinstimmungen und Gegensätze mit andern Autoren einzulassen. Ich bin so verfahren, weil die Literatur über diesen Gegenstand, in der die Testazellenfrage fast immer im Vordergrund steht, eine so widerspruchsvolle ist, daß ich mich im einzelnen nicht hätte darauf einlassen können, ohne meine Resultate ganz unübersichtlich vorzubringen. Den unpassenden Namen Testazellen habe ich beibehalten, weil er viel zu sehr eingebürgert ist, um noch durch einen neuen ersetzt werden zu können.

Obwohl von früheren Autoren abgesehen eine historische Übersicht von Floderus (96), ein Referat darüber von Bluntschli (04) und einige Angaben von Seeliger (04) existieren, will ich doch die hauptsächlichsten der vorliegenden Angaben nach andern Gesichtspunkten geordnet noch einmal anführen, um mich mit ihnen auseinanderzusetzen und zugleich zu zeigen, daß es weniger die einfachen Beobachtungen der Autoren waren, die irreführten, sondern daß Mißdeutungen des Gesehenen die Verwirrung anrichteten. Eine vergleichende Betrachtung der verschiedenen Abbildungen zeigt nämlich weit mehr Übereinstimmungen, als die Texte vermuten lassen. Die Figuren sind meist nur wenig zugunsten der verfochtenen Theorie verändert.

Als allgemeiner Hauptquell des Irrtums ist anzugeben die Verknüpfung von Bildungsstadien, die in keinem direkten Zusammenhang stehen, und die einseitige Beschränkung auf gewisse Bildungsmomente ohne Berücksichtigung der übrigen; denn so umfänglich die Literatur auch ist, eine wirklich lückenlose einheitliche Untersuchung kam mir doch nicht zu Gesicht.

Zu diesen methodologischen Fehlern tat bei den älteren Arbeiten natürlich auch die unvollkommene Technik das ihrige.

A. Die Eibildung der Ascidien.

Meine Untersuchungen hatten die Wachstumsphase der Eibildung zum Hauptgegenstand. Da die Arbeiten über Ascidien meist in jene Epoche fallen, wo man die Endstadien der Kernreife fast allein berücksichtigte, so ist historisch nicht viel zu erwähnen. Interessant ist, daß viele Autoren der Testazellenfrage Vorwölbungen, Verdickungen und Knospungen der Kernmembran, ja sogar »Auswanderung von Nucleolen« beobachtet haben wollen.

Davidoff (89), Morgan (91), Floderus (96) und Bankroft (99) sprechen von der Affinität für Kernfarben des Cytoplasmas junger Eier, und Crampton (99) erwähnt deutlicher chromatophile Granula, die aus oder unter direktem Einfluß des Keimbläschens gebildet würden und auf die Dotterbildung Einfluß nähmen, um dann allerdings mit Yolk-matrix nichts andres als einen beginnenden Dotterherd in Kernnähe zu bezeichnen. Am ausführlichsten behandelt Bluntschli (04) dieselben Fragen wie ich bei *Cynthia microcosmus*. Er bringt eine Fülle färbetechnischer Details und glaubt in den von ihm im Cytoplasma beobachteten, mit Kernfarben tingierten Gebilden (seine safraninophile Substanz) Analoga zu den von andern Autoren ähnlich gesehenen und mit verschiedenen Namen, wie Mikrosomen, Plasmosomen, Ergastoplasma, Cytosomen, Chromidialsubstanz, Mitochondrien und Chondriomiten belegten Erscheinungen erblicken zu dürfen. Diesen gefärbten Cytosomen gehe ein homogenes Ooplasma in jüngsten Oocyten voraus, und ihnen folge die Dotterbildung, die central um den Kern und im peripherischen Ooplasma einsetze. Im dottererfüllten Ei fänden sich im ursprünglichen Cytoplasma, das in hellen Straßen zwischen den Dotterniederschlägen wieder zu sehen sei, da und dort einzelne oder gehäufte Mitochondrien. Die Mitochondrien erreichen in Fadenform ihre höchste Ausbildung (Chondriomiten), um dann wieder in Körner zu zerfallen. Soweit scheinen mir Bluntschlis Angaben mit den entsprechenden Teilen meiner Resultate in Übereinstimmung zu bringen zu sein.

Wenn er aber mehrmals und S. 438 ausdrücklich hervorhebt, folgendes sei festzuhalten: »Ein Überwandern von Fadenkörnern vom Plasma in den Kern, von Follikelzellen ins Ooplasma oder der Austritt von Kernbestandteilen ins Ooplasma konnte auch nicht ein einziges Mal konstatiert werden«, so muß ich ihm erwidern, daß meines Wissens R. Hertwig, gegen den die erste Konstatierung gerichtet ist, nie behauptet hat, daß in der Metazoenzelle geformtes Chromatin

aus dem Plasma in den ausgebildeten Kern hineinwandere. Die zweite Behauptung findet bei Besprechung der Testazellengeschichte ihre Erledigung. Die dritte Aussage halte ich nach eigenen Erfahrungen für ganz verfehlt, wie sich aus meiner Darstellung der Chromatinemission ergibt. Übrigens kann aus Bluntschlis eigenen Figuren 4, 5 und 6, die den Stadien der Chromatinemission entstammen, ein Überwandern von Kernteilchen ins Plasma ganz gut ersehen werden, obwohl nur schwache Vergrößerungen angewandt und feinere Details nicht gezeichnet sind.

Bluntschlis kurze Bemerkung über Dotterkerne u. dgl. erledigt sich dadurch, daß nach seinen und meinen Beobachtungen ein solcher bei der von ihm einzig untersuchten Gattung *Cynthia* nicht vorkommt. Vom Dotterkern bei *Cione* habe ich berichtet, was ich morphologisch feststellen konnte.

Bluntschli berichtet von zwei Synapsiszuständen des Keimbläschens, die sich dadurch auszeichnen, daß alles Basichromatin im Nucleolus aufgespeichert ist, während ein zartes, oxychromatisches Geflechtwerk das übrige Keimbläschen erfüllt. Der eine Synapsiszustand findet sich in der jungen Oocyte, der andre bei nahezu beendeter Dotterproduktion; dazwischen liegt eine Periode, in der die Struktur des Keimbläschens kaum größeres Interesse gewähre. Eine rechte Konstanz sollen diese Verhältnisse nicht zeigen. Ich muß gestehen, daß auch ich bei *Cynthia* allein zu keiner so klaren Anschaung über die Kernvorgänge gelangt bin, wie sie mir die andren Gattungen gewährten. Bluntschlis erste Synapsis fällt, nach seiner Figur 6 a zu urteilen, in meine Phase des netzförmigen Zustandes des Kerns, und zwar an deren Ende, wo die Chromatinemission nachläßt (Fig. 29 bei mir). Mit der zweiten Synapsis sind wohl jene Stadien gemeint, die der Auflösung des Keimbläschens vorhergehen. Man vergleiche Fig. 17 bei Bluntschli mit Fig. 18 bei mir. Auf allgemeine Erörterungen die Dotterbildung betreffend werde ich im theoretischen Teil zu sprechen kommen.

B. Die Testazellen.

1. Die Natur der Testazellen.

Den meisten, namentlich neueren Autoren, ist die leicht erkennbare Zellnatur der Testazellen außer Zweifel, da gefärbtes und geschnittenes Material eine andre Deutung wohl nicht aufkommen läßt. Auf lebendes Material beschränkte Beobachtung läßt die ins Ooplasma

eingesenkten Testazellen kaum erkennen. Daher kommen solchen Beobachtern nur expulsierte und degenerierte, unter dem Chorion liegende Testazellen zu Gesicht, die sie unvorbereitet nicht leicht als Zellen erkennen konnten.

Kowalewsky (66) sieht gelbe Kugeln in der Eigallerte, Ganin (70) eine grüne Schicht von Testaelementen, Metschnikoff (72) beschreibt amöboide, kernlose, von Körnchen und Vacuolen erfüllte Tunikaelemente. Irrtümlicherweise außerhalb der Eimembran hielt Lacaze-Duthiers kleine, sphärische, durchsichtige Körper für Testazellen, in die erst später ein Kern kommen solle. Nach Semper (75) erzeugt man »Testatropfen« durch Zusatz von Seewasser zum Ei. Ussow (75) bemerkt gelbe Körperchen. Playfair Mac Murrich (82) hält die Testazellen für Exkretionskörper, die das Plasma bei Säureeinwirkung durch Kontraktion ausstößt.

Sabatier (83, 84) spricht fast mit tragischer Wehmut von globules celluloides, die sind des cellules encore imparfaites, en voie de se constituer, mais entachées de décadence et de dégénérescence avant d'avoir atteint le but. Fol (84) beschreibt corpuscules du testa ohne Kern, die nach einem blasigen Zustand in einen mit gelben Granulationen geraten.

Von Interesse ist, daß Sommer (05) bei Einwirkungen von Salzlösungen auf das Ovarialei Abschnürungen am Keimbläschen sah, ohne zellige Elemente überhaupt im Plasma wahrnehmen zu können. Dieser Versuch wirft ein Licht auf die Entstehung einiger Irrtümer auch der Bildungsgeschichte.

2. Die Bildung der Testazellen.

Hierüber sind die Ansichten so verschieden, daß dieselben Autoren im Laufe der Zeit zuweilen differente Meinungen geäußert haben. Es ist so ziemlich alles für beobachtet ausgegeben, was sich durch Kombination der Möglichkeiten ersinnen läßt. Die historischen Theorien lassen sich übersichtlich einteilen in die vom karyogenen, plasmatogenen und heterogenen Ursprung der Testazellen. Dabei ist bei den ersten beiden Anschauungen zu unterscheiden, ob Follikel- und Testazellen homologe Gebilde sind oder nicht — ob also auch die Follikel Eiprodukte sind oder nur die Testazellen. Die heterogenen Testazellen werden meist als follikulär angesehen aber auch für eingewanderte Mesenchymzellen gehalten.

a) Die karyogene Herkunft beansprucht Roule (83, 84, 85) für Follikel- und Testazellen. Zuerst lösen sich chromatische Partikel

vom Keimbläschen, umgeben sich mit einer hellen Zone und wandern an die Eiperipherie, wo sie in zwei Schichten die Follikel bilden. Dann verlassen abermals »Nucleolen« den Eikern, nehmen »Dotter« mit sich und legen sich unter die Follikelschicht; das sind die cellules granulcuses (Testazellen). Offenbar hat ROULE die Chromatinemission beobachtet, die bei der Chromatinverteilung oft sichtbaren strahlig-helleren Partien um die dunklercn Klümpchen gesehen und dies alles gewaltsam zu den Eihüllen in Beziehung gebracht, wozu ihn noch die intensive Färbung der Testazellen nach der Phagozytose verführt haben mag.

b) Für eine Karyogenese bloß der Testazellen tritt DAVIDOFF (87) ein. Er bemerkt Nucleogemmen, die sich im Plasma noch vermehren und zu Zellen werden, um endlich als Abortiveier zwischen Ei und Follikel zu liegen. Auch hier scheint mir eine Mißdcutung der Chromatinemission vorzuliegen.

c) Auch SABATIER (83, 84) bemerkt chromatophile Körper im Plasma, die er mit nucleolusartigcn im Kern indentifiziert. Follikel- und Testazellen entstehen nacheinander aus dem Dotter (plasmatogener Ursprung beider). Daß die Testazellenbildung immer nach der der Follikel verlegt wird, scheint daran zu liegen, daß sie erst nach der Expulsion gesehen werden.

d) Für einen plasmatogenen Ursprung bloß der Testazellen treten folgende Autoren ein:

GIARD (72) läßt die cellules refringentes de la couche du testa aus oder in einer Zone um den Dotter entstehen. KUPFFER (70, 72) nimmt freie Zellbildung unter der gegen den Dotter von den Follikeln abgeschicdenen Membran an.

METSCHNIKOFFS (72) Tunikaelemente entstammen dem Eiplasma. SEMPER (75) und PLAYFAIR MAC MURRICH (82) crzeugen selbst Testazellen aus dem Plasma (s. o.). FOL (77, 83, 84) betont ausdrücklich den Mangel jeden Zusammenhanges seiner corpuscules du testa, die Emanationen des oberflächlichen Dotters sind, mit den Follikelzellen, die sich viel früher bilden, und zwar aus kleinen Kernen, die der Eikern abgibt und die sich mit Plasma umgeben (karyogener Ursprung der Follikel bei plasmogenem der Testazellen). MAURICE et SCHULGIN (84) und PIZON (93, 96) behaupten ebenfalls eine »endogene« Herkunft der Testazellen. PIZON beobachtet ihre Ausstoßung aus dem Dotter.

e) Die Anschauung, daß die Testazellen im Vergleich zum Ei heterogener Natur sind, und zwar, daß sie von den Follikeln gebildet werden, hat sich endgültig bestätigt.

Darüber, ob die Follikelmutterzellen abortive Eier oder Zellen andrer Provenienz sind, sind die hier genannten Autoren, sofern sie sich darüber äußern, nicht einig. Ich glaube mich für die Abortiveier aussprechen zu müssen.

Kowalewsky (66, 71), Stepanoff (69), Ganin (70), Ussow (75), Giard (81), Morgan (90), Salensky (91), Caulery (95) treten für den follikulären Ursprung der Testazellen ein, ohne über die Herkunft der Follikel zu entscheiden. Seeliger (82) sieht in den Follikeln Abkömmlinge von Mesodermzellen; die Testazellen sind direkt oder über das Follikelstadium eingewanderte Mesodermzellen. Van Beneden und Julin (87) leiten Eier und Follikel vom Keimepithel ab und die Testazellen vom Follikel. Julin (93) nennt die zur Testazellbildung führende Follikelzellteilung eine mitotische. Floderus (96) gibt die ausführlichste der bisherigen Arbeiten: Die Follikelzellen entstammen dem Ovar, die Testazellen dem Follikel, sollen aber erst nach Bildung des Chorions ins Ooplasma wandern, was ich nie bestätigen konnte. Er beobachtete Degenerationserscheinungen an Testazellen. Bluntschlis (04) Beschreibung kann ich im ganzen bestätigen und ergänzen. Auch ihm fällt die chromatische Färbung der älteren Testazellen auf, und er berichtet von mannigfachen Färbereaktionen. Er konstatierte »safraninophile Kugeln« in den Testazellen. Conklin (05) nennt die Testazellen Abortiveier.

3. Das Schicksal und die Bedeutung der Testazellen.

Sofern sich die Autoren überhaupt darüber aussprechen, was schließlich aus den Testazellen wird, drücken sie sich doch meist nur zurückhaltend und unbestimmt aus. Immerhin führten gerade die Testazellen der Ascidien und ähnliche Gebilde bei andern Tunikaten zu Anschauungen, die mit einem der Hauptsätze der allgemeinen Entwicklungslehre, nämlich, daß jeder Organismus zu Beginn seiner Existenz aus einer Zelle bestehe, in Widerspruch stehen. Diese Behauptungen haben sich, wie zu vermuten, als irrtümlich herausgestellt, wurden aber doch bis auf die neueste Zeit noch gemacht. Ich stelle jene Autoren, die die Testazellen eine formative Rolle bei der Embryogenese spielen lassen, denen voran, die ihnen nur oogenetische Beziehungen zuschreiben.

a) Ontogenetische Bedeutung der Testazellen.

Milne Edwards (42) hielt die Testazellen für die Bildner des Cellulosemantels (Testa) der Ascidien und verschaffte ihnen den

Namen, den sie wohl immer behalten werden. KOWALEWSKY (66) ließ seine gelben Kugeln, GIARD (72) seine corpuscules refringentes, METSCHNIKOFF (72) seine Tunikaelemente, USSOW (75) seine gelben Körperchen dieselbe Rolle spielen. O. HERTWIG (73) trat solchen Behauptungen entgegen, ebenso wurden sie widerlegt von KOWALEVSKY (92) und CAULLERY (95). SALENSKY nannte die Testazellen Kalymmocyten und vertrat in mehreren Arbeiten hartnäckig die Behauptung, daß die Kalymmocyten nicht nur bei den Ascidien den Mantel bilden, sondern bei andern Tunikaten (Pyrosomen, Salpen) sich zwischen die Blastomeren einlagern, diesen sich angleichen und am Aufbau des Embryos teilnehmen. Noch weiter ging BROOKS (76, 93). Er ließ die Blastomeren der Salpen überhaupt von den Follikeln verdrängt werden, die den Embryo bilden — bis die Blastomeren endlich doch wieder aktiv werden und die Follikelzellen aufzehrend in ihre Rechte treten. HEIDER (93) stellt alle diese abenteuerlichen Behauptungen in Abrede, wie es auch die meisten Autoren der gleich zu nennenden Anschauungsweise tun.

b) Oogenetische Bedeutung der Testazellen.

O. HERTWIG (73), SEMPER (75), VAN BENEDEN et JULIN (87) und PIZON (90) sagen aus, daß die Testazellen aus dem reifen Ei ausgestoßen und regellos innerhalb des Chorions bei der Embryogenese hin und her geschoben werden, bis die ausschlüpfende sich ihrer samt der geplatzten Eihaut entledigt. Soweit meine Untersuchungen reichen, muß ich diesen Autoren recht geben.

SEELIGER (82), HEIDER (93), KOROTNEFF (97), METCALF (00), LUBOSCH (02), BOURNE (03) halten die Testazellen für Nährzellen, die vom Ei oder auch erst von den Blastomeren verzehrt werden.

PLAYFAIR MAC MURRICH (82), DAVIDOFF (89), FLODERUS (96) sprechen vom rudimentären Charakter der Testazellen, die jetzt keine Bedeutung mehr haben oder (DAVIDOFF) dem Ei vielleicht als schützendes Polster dienen.

BANKROFT (82) läßt die Testazellen bei der Dotterbildung in der Weise wirken, daß sie dem jungen Ei Substanz zuführen, die dann später unter Mitwirkung des Eikerns in Dotter verwandelt wird.

BLUNTSCHLI (04) bemerkt gelegentlich der Konstatierung seiner »saphraninophilen Kugeln« in den Testazellen: »daß sie von außen eingewandert seien, halte ich für so gut wie unmöglich, weder die Dotterkugeln noch die Cytosomen des Ooplasmas können meines Erachtens mit ihnen in Beziehung gebracht werden« (S. 414). Er

zweifelt, ob er diese Vorgänge im Sinne einer regen Zelltätigkeit oder als eine Produktion von Nährmaterial oder als degenerative Prozesse deuten soll. Meine Auffassung ist die entgegengesetzte und meine Deutung eine sehr bestimmte. Bluntschlis Figuren sind zu wenig detailiert, als daß ich an ihnen meine Meinung rechtfertigen könnte. Allein ich glaube, wenn man die allmähliche Zunahme der chromatischen Partikel in den Testazellen, die in einer Schicht restlichen Plasmachromatins liegen, die Umbildungen innerhalb der Zellen im Verein mit ihrer schließlichen Expulsion im Zusammenhang betrachtet und Einzelheiten berücksichtigt, wie ich es weiter oben ausgeführt habe, so läßt meine Theorie der Phagozytose sich wohl verteidigen; denn es wäre auch gar nicht einzusehen, wie Zellen als Nährzellen dienen sollen, die aus dem Ei ausgestoßen werden, wie die Chromatizität infolge lebhafter Funktion in ebendemselben Moment am größten sein soll, abgesehen davon, daß die Chromatinemission aus dem Testazellkern ja deutlich morphologisch zu konstatieren sein müßte. Die oogenetische Bedeutung der Testazellen liegt meines Erachtens in der auxiliären Eibildung.

Theoretischer Teil.

Das ooplasmatische Chromatin und die Dotterbildung.

Die vorstehend dargelegten Befunde stehen in engstem Zusammenhang mit dem Problem des cytoplasmatischen Chromatins, d. h. mit der Frage nach Formungen, die im Cytoplasma beobachtet werden und die tinktoriell und morphologisch den Charakter von Bildungen tragen, wie sie ursprünglich als der spezifischen Kernsubstanz zugehörig bekannt wurden. Im folgenden will ich daher diskutieren, wie sich meiner Meinung nach meine Ergebnisse zu den hauptsächlichen Theorien über diesen Gegenstand verhalten. Dabei komme ich naturgemäß auch auf das Problem der Dotterbildung zu sprechen, ohne mich aber auf die weitschichtige Literatur über Dotterbildung im einzelnen einlassen zu können. Es handelt sich da ja auch meist um Schlüsse, die an spezielle Befunde geknüpft sind. Wichtiger für die Auffassung des zellulären Geschehens überhaupt sind die in engem Anschluß an R. Hertwigs Lehre von der Kernplasmarelation gebildete Theorie von Popoff (07, 08) und die Theorie der Doppelkernigkeit der Zelle von Goldschmidt (04 bis 07), auf die ich näher eingehen werde.

Zuvor will ich dem Einwand begegnen, der die Berechtigung anzweifelt, die fraglichen Erscheinungen unter dem Begriff des Chromatins zu subsumieren. Man läßt zwar die Chromidien der Protozoen im Sinne R. Hertwigs bestehen, da sie ja eine Bedeutung für die Fortpflanzung hätten; bei Metazoen aber müsse Chromatin allein zur Bezeichnung der Substanz der Chromosomen, d. h. der Vererbungssubstanz, gewahrt bleiben. Es ist allerdings das Vorurteil gewisser Vererbungshypothesen, das die wenig zweckdienliche Einengung des Chromatinbegriffes verursacht. Man kann, um unbefangen vorzugehen, nicht anders verfahren, als daß man alles das Chromatin nennt, wofür sich deutliche, besonders genetische Beziehungen zum Kern nachweisen lassen, und was das charakteristische tinktoriell-morphologische Verhalten zeigt. Man wird einwenden, daß gegen eine solche Begriffsfassung spricht, daß nur wenige Autoren für einen Übertritt von Kernsubstanz sich aussprechen, daß also gerade das am meisten in die Wagschale fallende Moment, die genetische Beziehung, in den meisten Fällen zu vermissen sei. In dem Referat von Lubosch (02) über die Dotterbildung z. B. finde sich nur wenig, was meiner Behauptung zugute kommt, und er selbst mahnt zu großer Vorsicht in diesen Dingen. Aber die Sache ist meines Erachtens gerade die, daß für die meisten Autoren ein Kernplasmaproblem kaum existiert oder sie gerade z. B. der Theorie von der Kontinuität der Chromosomen zuliebe (obschon diese durch Chromatinemission gar nicht erschüttert zu werden braucht) hartnäckig jede Stoffabgabe des Kerns leugnen. Die Behauptung, das Plasmachromatin könne auch den umgekehrten Weg gehen, also aus dem Plasma in den Kern gelangen, der sich ja in regem Wachstum befände, wird sofort hinfällig, wenn ich daran erinnere, daß ich Schritt für Schritt nachgewiesen habe, wie die Chromasie des Plasmas allmählich entsteht bei steter Emission von Chromatin aus dem Kern. Leicht abzuweisen ist der Einwurf, die als Chromatinemission gedeuteten Kernbilder seien Kunstprodukte — etwa hervorgerufen durch chemische Prozesse bei der Fixierung, oder sie seien Erscheinungen, die die Eisenhämatoxylinfärbung bedingt. Die verschiedensten Fixierungen und Färbungen weisen aber dieselbe Wirkung auf und erlauben nur eine Deutung. Wenn übrigens die Chromatinemission ein Kunstprodukt ist, was ist dann die ganz allgemein beobachtete Chromasie? Schließlich verweise ich noch auf die Autoren, die den Austritt von Chromidien aus dem Kern unter ähnlichen Bedingungen wie ich beobachtet haben: Goldschmidt (05),

Popoff (07), Franz (08), Moroff (09). Die Frage nach dem Woher? im Problem des cytoplasmatischen Chromatins kann also sicher dahin beantwortet werden, daß es aus dem Kern stammt.

Nach Erledigung der Frage nach dem Ursprung des cytoplasmatischen Chromatins in der Metazoenzelle durch den Nachweis der Chromatinemission harren zwei weitere Fragen, die in innigem Zusammenhang stehen, der Beantwortung, nämlich die nach dem Warum? und dem Wozu? Es sind dies die Fragen, die wir an alle biologischen Erscheinungen stellen, indem wir festzustellen wünschen einerseits, im Zusammenhang welcher allgemeineren Gesetzmäßigkeit das fragliche Phänomen auftritt, und anderseits, welche Bedeutung es hinsichtlich der organischen Zweckmäßigkeit besitzt.

Von den beiden Theorien, die über das Plasmachromatin als Kernderivat aufgestellt wurden, berücksichtigt jede eine andre der genannten Fragen in höherem Maße. Beide basieren auf den Grundlegungen des Chromidienproblems durch R. Hertwig.

Im engen Anschluß an Hertwig nimmt Popoff (08) auf Grund der Lehre von der Kernplasmarelation an, daß die heranwachsende Eizelle durch eine Reihe unterdrückter Teilungen eine beträchtliche Vermehrung der Kernsubstanz erfahre, also eine Störung der Kernplasmarelation zugunsten des Kerns, und mithin in Depressionen gerate, die nur dann überwunden würde, wenn eine zureichende Chromidienausstoßung aus dem Kern ins Plasma die normale Kernplasmarelation wieder herstelle. Die Chromidienausstoßung stellt also eine Regulation dar, sie tritt innerhalb einer Gesetzmäßigkeit auf, die allgemeine zelluläre Bedeutung beansprucht. Goldschmidt (04, 05, 07), der die bei den ciliaten Infusorien bestehenden Verhältnisse verallgemeinert, wo, wenn man im Kern ein zelluläres Zentralorganell sieht, die Funktionen so verteilt sind, daß dem Mikronukleus die vegetativen Leistungen zufallen, nimmt eine prinzipielle Doppelkernigkeit der Zelle an in der Weise, daß die gewöhnlichen Metazoenzellkerne im allgemeinen Amphinuklei darstellen, deren Duplizität nur bei gewissen Gelegenheiten, so namentlich bei lebhafter Funktion, morphologisch zutage trete. Die Eizelle der Wachstumsphase nun befinde sich in solch lebhafter Funktion, da die Produktion des Dotters, überhaupt der reiche Stoffwechsel ihres starken Wachstums, große Anforderungen an sie stelle. Ihre Chromidien stellen also eine funktionelle Struktur, einen Chromidialapparat dar.

Man sieht, daß POPOFF hauptsächlich bestrebt ist, das Auftreten des Plasmachromatins in der Eizelle im Sinne allgemeiner cytologischer Gesetze zu verstehen, während GOLDSCHMIDT zwar dasselbe anstrebt, aber doch mehr den besondern Anpassungscharakter des ooplasmatischen Chromatins zum Zweck der Dotterbildung hervorhebt.

Konsequenterweise müssen beide Autoren in der Erklärung der Beziehung des Chromatins zur Dotterbildung verschieden verfahren.

GOLDSCHMIDT kann sich begnügen, den Dotter als eines der Plasmaprodukte anzusehen, bei deren Herstellung eben sein Chromidialapparat irgendwie fungiert. POPOFFS regulativ emittierte Chromidien müssen schließlich der Degeneration verfallen, und er sieht sich bei der Deutung seiner und verwandter Befunde (SCHÜTZ, VAN BAMBECKE, VAN DER STRICHT) zu der Hypothese gezwungen, im Dotter ein Produkt der durch die fortgesetzten Chromatinresorptionen geschwächten Assimilationskraft des Plasmas anzunehmen, wozu ihm chemische Beweise fehlen.

Allgemein gesprochen bleibt für GOLDSCHMIDT die Dotterbildung eine Anpassung, ein ektropisches Phänonem, das der starken vitalen Potenz, die wir doch a priori für die Geschlechtszellen annehmen, so recht eignet. Nach POPOFF hingegen scheint die Lebensfähigkeit der Eier aus innern Gründen in Frage gestellt, und ihre letzte Leistung vor der Reifeteilung und Furchung ist ein Ausdruck deutlichster Entropie.

Untersuchen wir die Grundlagen der beiden Theorien, so basiert POPOFF vollständig auf dem Gesetz der Kernplasmarelation. Diese Theorie geht von Beobachtungen aus, die R. HERTWIG und seine Schüler, namentlich auch POPOFF selbst, an Protozoen gemacht haben. Über die dagegen erhobenen Einwände steht mir kein Urteil zu. Mir scheinen nur schon für die bloße Konstatierung der Kernplasmarelation bei Eizellen große Schwierigkeiten zu bestehen: erstens solche technischer Art, wie ich sie schon oben erwähnt habe (Schwierigkeit der Bestimmung des größten Durchmessers von Kern und Ei bei konserviertem und geschnittenem Material und der Zustandsbestimmung bei lebendem Material), und zweitens theoretische Bedenken in der Art, daß man ja immer nur Volumina mißt, ohne die Dichtigkeit zu kennen; daß man dem Plasmachromatin von vornherein die Kernartigkeit abspricht, es also zur Degeneration bestimmt betrachtet, indem man das chromatische Plasma dem Kern nach der Emission vergleicht; daß man bei zunehmender Dotter-

bildung den deutoplasmatischen Dotter samt seinen Vorstufen zu wenig vom Protoplasma getrennt halten kann, da bei der Massenvergleichung dem Plasma doch nicht sein Produkt zugerechnet werden darf. Die Kernplasmarelation der Eizellen stellt also mindestens ein schwer zugängliches Gebiet dar.

Ihre Folgen und damit ihre deutliche Äußerung sollen Depressionen sein. Diese wären daran zu erkennen, daß man im Ovar Eier von diesen Stadien (den Stadien unmittelbar vor der Chromatinemission) in großer Anzahl zugrunde gehend finden müßte. Die Eier von Arten, deren Depressionen besonders tief wären, müßten dann aber auch, wenn ihnen die Erholung durch reichliche Chromatinentlastung des Kerns gelungen wäre, ungewöhnlich viel Dotter produzieren, da die Assimilationskraft ihres Plasmas ja wieder durch die Chromatinresorption äußerst geschwächt wäre. Ich weiß nicht, ob bei der Bildung besonders dotterreicher Eier viele ihr Wachstum nicht beenden und abortiv werden. Wenn das wirklich der Fall wäre, so könnte man es unabhängig von Popoffs Ideenkreis auch dadurch erklären, daß einzelne irgendwie einmal im Vorteil befindliche Zellen die zugeführten Nährsäfte übermächtig an sich reißen.

Moroff (08) erklärt ausdrücklich, daß er von den Popoffschen Depressionen nichts bemerkt habe. Mir ist es in dieser Arbeit ebenso gegangen. Ich habe allerdings arbortive Eier gefunden, nämlich die Follikelmutterzellen. Allein hier ist es offenbar die bereits übermächtig gewordene Nachbarzelle, die die Entwicklung der ihr anliegenden Zellchen verhindert, die ja auch nicht degenerieren, sondern sich durch Teilung vermehren und als Follikel- und Testazellen noch eine beträchtliche Rolle spielen. Außerdem werden diese Eizellen abortiv, noch bevor ihr Kern wahrnehmbar gewachsen oder gar das charakteristische Netzstadium erreicht hätte, das der Chromatinemission vorangeht.

Nach all dem glaube ich mich berechtigt, die Popoffsche Auffassung von der Eizelle als einer entropischen Erscheinung in ihren Grundlagen wie in ihren empirischen Beweisen unsicher nennen zu dürfen.

Gegen Goldschmidts Annahme eines prinzipiellen Kerndualismus hat sich R. Hertwig (07) selbst gewandt. Ihm wie Jordan und Schaudinn hält er entgegen, daß selbst im eklatantesten Beispiel des Kerndualismus, bei den ciliaten Infusorien, der vegetative Makronukleus aus dem propagatorischen Mikronukleus hervorgehe und daß die Tatsache für eine allmähliche Heranbildung dieses

extremen Falles in der Phylogenese spräche. Die einzige spezifische Kernsubstanz, das Chromatin, sei bei dauernder Funktion der Abnutzung unterworfen, weswegen das Zelleben in Abhängigkeit davon in Perioden funktioneller Degenerationen und reorganisierender Vorgänge verlaufe. Im Lichte dieser Auffassung darf man meines Erachtens konsequenterweise im GOLDSCHMIDTschen Chromidialapparat nichts andres sehen als das Inerscheinungtreten der jeweiligen Zellregulation. Nach GOLDSCHMIDT ist der Chromidialapparat an der Dotterbildung beteiligt; nach der Korrektion seiner Auffassung ist das nicht mehr gut möglich — oder es ist eben eine ähnliche Beziehung zu konstruieren, wie es POPOFF tat und wie sie mir unwahrscheinlich vorkam.

Wenn ich meine Ergebnisse in Rücksicht auf diese Theorie zusammenhängend betrachte, so komme ich zu folgender Auffassung: In Zellen, für die sich keinerlei Kernhypertrophien oder Depressionen erweisen lassen, deren Kern aber morphologisch wohl gewisse Vorbereitungen erkennen läßt, setzt eine Chromatinemission ein, die kontinuierlich andauert, bis im Ooplasma eine chromatische Bildung vorhanden ist, die so feinen Ausbau verrät, daß man sie ungezwungen als GOLDSCHMIDTschen Chromidialapparat bezeichnen kann (Fig. 23). Welchen Anteil dieser Apparat qualitativ, also chemisch an der Dotterbildung nimmt, ist morphologisch nicht feststellbar. Seine quantitave Beteiligung ist eine ganz offenkundige. Aber nicht das gesamte Chromatin erschöpft sich in der Dotterbildung, sondern außer unbedeutenden intervitellinen Resten bleibt ein restlicher Chromatinmantel um die gebildete Dottermasse übrig, der auf eine Weise entfernt wird, wie wir sie nur da finden, wo der Organismus bei seinen ontogenetischen Transformationen sich eines überflüssig gewordenen Teiles entledigt, nämlich durch Phagozytose: die Testazellen beladen sich mit dem Restchromatin, um dann aus der Eizelle ausgestoßen zu werden. Es spielt also allerdings ein ausgesprochen regulativer Vorgang herein, indem überschüssiges Chromatin entfernt wird.

Halten wir fest, was der Dotter im Hinblick auf das fernere Schicksal der Eizelle eigentlich vorstellt, so haben wir in ihm eine besondere Anpassung der Eizelle als Urzelle eines neuen Organismus, ein zelluläres Embryonalorganell, analog beim vielzelligen Embryo z. B. einer Placenta.

Wir werden also gern mit GOLDSCHMIDT in den Chromidien Äußerungen der Zell- bzw. Kerntätigkeit bei der Bildung eines wichtigen Produktes sehen. Kein Zwang besteht aber, diesen Chro-

midialapparat dem Eikern, dem er entstammt, als äquivalentes Analogon gegenüberzustellen oder ihn in der Oocyte im Stadium primärer Achromasie oder gar in den Oogonien, Ureiern, Urgeschlechtszellen und Zellen überhaupt in latenter, in einen Amphinukleus verlegter Präformation zu vermuten. Ich glaube vielmehr eine überaus innige Beziehung zwischen Kern und Plasma bei allen Lebensprozessen annehmen zu dürfen, von der wir nunmehr zwei deutliche morphologische Äußerungen von Beeinflussung der chemisch unendlich komplizierten, prinzipiell aber doch einzigen und einheitlichen Kernsubstanz auf das Plasma kennen: — die Chromosomen bei der Zellteilung und die Chromidien im Individualleben der Zelle, d. h. zwischen zwei Teilungen. Das gilt zunächst für die Metazoenzelle; aber auch ebenso für die Protozoenzelle, wenn wir nicht rein äußerlichen Ähnlichkeiten folgen, sondern hier echte Chromidien (Homologa der Metazoenchromidien) von den Sporetien trennen, wie es GOLDSCHMIDT (04) tut, und wie wir es tun können, ohne ihm bei dem Postulat der Doppelkernigkeit zu folgen.

Zum Schluß möchte ich nochmals darauf hinweisen, daß es nicht die Aufgabe von Untersuchungen wie die vorliegende sein kann, die chemischen Beziehungen aufzuhellen, die zwischen Chromatin und Dotter bestehen. Auf Grund der morphologischen Befunde kann man mit gleichem Recht sagen, das Chromatin bilde sich zum Dotter um oder es bilde unter Zutritt von Stoffen von außen den Dotter oder es spiele die Rolle eines Katalysators bei der Dotterbildung. Sicher erwiesen ist nur die karyogene Entstehung eines Chromidialapparats im Plasma vor der Dotterbildung und seine Erschöpfung in gesetzmäßiger Proportion während dieser. So reinlich getrennt liegen die Verhältnisse bei den Ascidien. Zeitliche Modifikationen, z. B. gleichzeitige Emission und Verarbeitung von Chromatin, machen die Zusammenhänge schwerer erkennbar, bedeuten aber prinzipiell dasselbe.

Literatur über Testazellen.

1. BANKROFT. 1881. Ovogenesis in Distaplia occidentalis with remarks on other species. Bull. of the Mus. of comp. zool. Bd. 5.
2. BARROIS. 1880. Membranes embryonaires des Salpes. J. Anat. et Phys. Bd. 17. S. 455—498. Taf. 27—28.
3. BENEDEN et JULIN. 1887. Recherches sur la morphologie des Tuniciers. Arch. de Biol. Bd. 6. S. 237—476. Taf. 7—16.

4. Bluntschli. 1904. Beobachtungen am varialei der Monascidie Cynthia microcosmus. Morph. Jahrb. Bd. 32. S. 391—450. Taf. 9—10.
5. Bolles Lee. 1884. Recherches sur l'ovogenèse et la spermatogenèse chez les Appendiculaires. Recueil zool. Suisse. Bd. 1. S. 645—663 Taf. 36.
6. Bourne. 1903. Oligotrema psammites. A new Ascidian belonging to the family Molgulidae. Quart. Journ. of micr. Sc. Bd. 47. S. 233—272. Taf. 19—23.
7. Brooks. 1876. Developpement of Salpes. Bull. of the Mus. of comp. zool. Bd. 3. S. 291—347.
8. —— 1893. The Origin of the Organ of Salpa. John Hopkins Un. Circ. Bd. 12. N. 106.
9. Conklin. 1905. The Organisation and Cell-Lineage of the Acidian Egg. Journ. Acad. N. Sc. Philadelphia. Bd. 13. S. 1—119. Taf. 1—12.
10. Caullery. 1895. Sur les Ascidies composées du genre Distaplia. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. Bd. 118. S. 598—600.
11. Crampton. 1899. Studies upon the early history of the Ascidian egg. Journ. Morph. Bd. 15 Suppl. S. 29—50. Taf. 3.
12. Davidoff. 1887. Über freie Kernbildung. München 1887.
13. —— 1889. Untersuchung zur Entwicklungsgeschichte der Distaplia magnilarva Della Valle, einer zusammengesetzten Ascidie. Mitt. Zool. St. Neapel. Bd. 9. S. 114—178. Taf. 5 u. 6.
14. Floderus. 1896. Über die Bildung der Follikelhüllen bei den Ascidien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 61. S. 163—260. Taf. 10.
15. Fol. 1877. Sur la formation des œufs chez les Ascidiens. Journ. Micr. Paris. Bd. 1. S. 281—284. Taf. 2.
16. —— 1883. Sur l'origine des cellules du follicule et de l'ovule chez les Ascidiens et chez d'autres animaux. Journ. de Microgr. Bd. 5. S. 435—436.
17. —— 1884. Sur l'œuf et ses enveloppes chez les Tuniciers. Rec. zool. Suisse Bd. 1. S. 91—160. Taf. 7 u. 8. Remarques supplémentaires. S. 317—318.
18. Ganin. 1870. Neue Tatsachen aus der Entwicklungsgeschichte der Ascidien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 20. S. 512—518.
19. Giard. 1872. Recherches sur les Ascidiens composées ou Synascidies. Arch. de Zool. exp. et gén. Bd. 1. S. 501—709. Taf. 21—30.
20. —— 1881. Sur l'embryologie des Ascidiens du genre Lithonephira. Compt. rend. Bd. 92. S. 1350—1352.
21. Heider. 1893. Über die Bedeutung der Follikelzellen in der Embryonalentwicklung der Salpen. Sitz. Ber. Ges. nat. Freunde. S. 232—242.
22. Korotneff. 1897. Zur Embryologie von Pyrosoma. Mitt. zool. St. Neapel. Bd. 17. S. 295—311. Taf. 17—18.
23. Kowalevsky. 1866. Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien. Mém. Acad. St. Pétersbourg. Bd. 10. S. 1—19. Taf. 1—3.
24. —— 1871. Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien. Arch. für. mikr. Anat. Bd. 7. S. 101—130. Taf. 10—13.
25. Kupffer. 1872. Zur Entwicklung der einfachen Ascidien. Arch. für mikr. Anat. Bd. 8. S. 358—396. Taf. 17.
26. Lacaze-Duthiers. 1874. Les Ascidies simples des côtes de France. Arch. de Zool. exp. et gén. Bd. 3. S. 195—531.

27. Lubosch. 1902. Über die Eireifung der Metazoen insbesondere über die Rolle der Nucleolensubstanz und die Erscheinungen der Dotterbildung Merckel-Bonnets Erg. d. Anat. u. Entw. Bd. 11. S. 769—783.
28. Heller. 1877. Untersuchungen über die Tunicaten des Adriatischen und Mittelmeeres. Denkschr. der k. Akad. der Wiss. Wien. Math.-phys. Klasse. Bd. 37. S. 241—275. Taf. 1—7.
29. O. Hertwig. 1873. Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Cellulosemantels der Ascidien. Jen. Zeitschr. Bd. 7. S. 46—73. Taf. 4—6.
30. Julin. 1895. Structure et développement des glandes sexuelles: ovogenèse, spermatogenèse et fécondation chez Styelopsis grossularia. Bull. de la France et de la Belg. Bd. 35. S. 92—154.
31. Kellner. Bericht über die Embryologie von Oikopleura. J. Hopkins Univ. Circ. S. 175. Taf. 1—2.
32. Maréchal. 1906. Sur l'ovogenèse des Selaciers et de quelques autres Chordates. Premier Mémoire: Morphologie de l'élément chromosomique dans l'ovocyte I. La cellule. Bd. 24.
33. Maurice et Schulgin. 1884. Embryogénie de l'Amaroecium proliferum. Ann. Sc. nat. Bd. 17. Art. 2. S. 1—46. Taf. 9—10.
34. Metcalf. 1900. Notes on the Morphology of Tunicata. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 13. S. 495—602. Taf. 24—40.
35. Metschnikoff. 1872. Zur Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 22. S. 339—347.
36. Morgan. 1890. The origin of the Test-cells of Ascidians. Journ. Morph. Bd. 4. S. 195—204. 1 Taf.
37. Pizon. 1893. Histoire de la blastogenèse chez les Botrycidés. Ann. de Sc. nat. zool. Bd. 14. S. 1—386. Taf. 1—9.
38. —— 1896. Les membranes embryonaires et les cellules de rebut chez les Molgules. Compt. rend. Acad. Paris. Bd. 122. S. 40—42.
39. Playfair-Mac Murrich. 1882. Sur l'origine des »Cellules de test« dans l'œuf de l'Ascidie. Arch. de Zool. exp. et gén. Bd. 10. S. 62—64.
40. Roule. 1883. La structure de l'ovaire et la formation des œufs chez la Phallusiadées. Compt. rend. Acad. Paris. Bd. 94. S. 1069—1072.
41. —— 1885. Sur le développement des enveloppes ovulaires chez les Tuniciers. Rec. zool. Suisse. Bd. 2. S. 195—202.
42. Sabatier. 1883. De l'ovogenèse chez les Ascidiens. Compt. rend. Acad. Paris. Bd. 96. S. 799—801.
43. Seeliger. 1882. Eibildung und Knospung von Chavellina lepadiformis. Sitzber. Akad. Wien. Bd. 85. S. 361—413. Taf. 1—3.
44. —— 1890—1907. Tunicata. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig. S. 1—1168. Taf. 1—61.
45. Selys-Longchamps et Damas. 1901. Recherches sur le développement postembryonaires et l'Anatomie définitive de Molgula ampulloides. Arch. Biol. Bd. 17. S. 385—483. Taf. 13—15.
46. Semper. 1875. Über die Entstehung der Ascidien. Arb. aus dem Zool. Institut Würzburg. Bd. 2.
47. Sommer. 1905. Beobachtungen am überlebenden Ovarialei der Ascidien. Anat. Anz. Bd. 26. S. 1—8.
48. Stepanoff. 1869. Über die Entwicklung der weiblichen Geschlechtselemente von Phallusia. Bull. de l'Acad. de Sc. Pétersbourg. Bd. 13. S. 209.

49. SABATIER. 1884. Sur les cellules du follicule et les cellules granuleuses chez les Tuniciers. Rec. zool. Suisse. Bd. 1. S. 423—458. Taf. 12 bis 13.

50. SALENSKY. 1891. Beiträge zur Embryonalentwicklnng der Pyrosomen. Zool. Jahrb. Anat. u. Ont. Bd. 4. S. 624—677. Taf. 26—28.

51. —— 1892. Über die Tätigkeit der Kalymmocyten (Testazellen) bei der Entwicklung einiger Synascidien. Festschrift für LEUCKART. S. 109 bis 120. Taf. 14—15.

52. —— 1894. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Synascidien. Mitt. der Zool. St. Neapel. Bd. 11. S. 368—474 u. S. 488—636. Taf. 17—24.

53. —— 1902. Études anatomiques sur les Appendiculaires I. Mém. Acad. Pétersbourg. Bd. 5. S. 13.

54. USSOW. 1875. Zoologisch-embryologische Untersuchungen. Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 41. S. 1—19.

Im theoretischen Teil zitierte Literatur.

1. GOLDSCHMIDT. 1904. Die Chromiden der Protozoen. Arch. für Protistenk. Bd. 3. S. 127—144.

2. —— 1904. Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb. Abt. Anat. u. Ontog. Bd. 21. S. 49—140. Taf. 3—8.

3. —— 1905. Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des Zoogonus mirus. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. 21. S. 607—654. Taf. 36—38.

4. GOLDSCHMIDT und POPOFF. 1907. Die Karyokinese der Protozoen und der Chromidialapparat der Protozoen- und Metazoenzelle. Arch. f. Protistenk. Bd. 8. S. 321—343.

5. FRANZ. 1908. Die Eiproduktion der Scholle (Pleuronectes platessa L.) Wiss. Meeresuntersuchungen. Abt. Helgolaud. Bd. 9. S. 63—141 Taf. 10—18.

5. R. HERTWIG. 1904. Über physiologische Degeneration bei Actinosphaerium Eichhorni. Festschrift für HAECKEL. Jena. S. 301—354. Taf. 9 bis 12.

6. —— 1907. Über den Chromidialapparat und den Dualismus der Kernsnbstanzen. Sitzber. Ges. für Morph. und Phys. München. S. 1—22.

7. LUBOSCH. 1901. Über die Eireifung der Metazoen, insbesondere über die Rolle der Nucleolarsubstanz und die Erscheinungen der Dotterbildung. MERKEL-BONNETS Ergebnisse der Anat. und Entwicklungsgeschichte. Bd. 11. S. 709—783.

8. MOROFF. 1909. Ovogenetische Studien I. Copepoden. Arch. f. Zellforschung. Bd. 2. H. 3. S. 433—493. Taf. 34—36.

9. POPOFF. 1907. Depression der Protozoenzellen der Metazoen. Arch. f. Protistenk. Suppl. 1. S. 44—82. Taf. 4.

10. —— 1907. Eibildung bei Paludina vivipara und Chromidien bei Paludina und Helix. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 70. S. 43—129. Taf. 4—8.

11. —— 1908. Experimentelle Zellstudien. Arch. f. Zellforschung. Bd. 1. S. 245—379.

Erklärung der Abbildungen.

Figurenerklärung zu Tafel XIX—XXI.

Abkürzungen:

fix. Z.-M. = Fixation nach der in der Einleitung angegebenen Methode mit den Flüssigkeiten von ZENKER und MÜLLER.

fix. Herm. = Fixation nach HERMANN.

ting. Del.-Eo. = Färbung mit DELAFIELDS Hämatoxylin und Eosin.

ting. Heid. = Färbung mit HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin.

Ap. i. = Apochromat-Immersion, n. A. 1,3, 2 mm.

A. i. = Achromat-Immersion, n. A. 1,3, $^1/_{12}''$.

C. o. = Compensationsocular.

O. = Ocular.

Fig. 1. Ciona, 3 cm Länge. fix. Z.-M. ting. Del-Eosin. Ap. i., 0.4. Teil des Ovars mit undifferencierten Zellen, Wachstumsstadium von Eiern bis zur Anlagerung der Follikelmutterzellen. Übersicht.

Fig. 2. Wie Fig. 1. Ap. i., C. o. 18. Spirem, primäre Achromasie.

Fig. 3. Wie Fig. 1. ting. Heid.-Lichtgrün. Ap. i., C. o. 18. Netzverteilung des Kerninhalts, noch kein deutlicher Nucleolus.

Fig. 4. Wie Fig. 1. ting. Heid.-Lichtgrün. Ap. i., C. o. 18. Beginn der Chromatinemission aus dem Kern, Sonderung eines deutlichen Nucleolus.

Fig. 5. Wie Fig. 1. ting. Hämalaun. Ap. i., C. o. 18. Chromatinemission und Verteilung im Ooplasma, das sich zu färben beginnt.

Fig. 6. Wie Fig. 1. ting. Heid.-Lichtgrün. Ap. i., C. o. 18. Höhepunkt der Chromatinemission. Follikelmutterzellen am Ei.

Fig. 7. Wie Fig. 1. ting. Heid.-Lichtgrün. Ap. i., C. o. 18. Chromatisches Ei. Nachlassen der Chromatin-Emission. Follikelmutterzellen.

Fig. 8. Wie Fig. 1. ting. Heid.-Lichtgrün Ap. i., C. o. 18. Ei in Chromasie mit Dotterkern und Follikelmutterzellen. Der Kern enthält wieder fädiges Chromatin.

Fig. 9. Ciona, geschlechtsreifes Tier. fix. Subl. ting. Del.-Ammonium-Rubin-Picrat. Ap. i. O. 4. Ei mit doppelter Follikelzellschicht, Chorion, geschlossene Testazellschicht, deren Elemente chromatische Partikel aufgenommen haben. Im Ooplasma aktiver Dotternkern und Dotterinseln. Kern mit vacuolisiertem Nucleolus.

Fig. 10. Ciona, geschlechtsreifes Tier. fix. Herm. ting. Safranin-Lichtgrün. Ap. i., Comp. 18. Ausgebildeter Dotterkern.

Fig. 11. Wie Fig. 10. Dotterkern in Auflösung, daneben ein Dotterelement.

Fig. 12. Ciona, fix. Carnoy, ting, Del.-Eosin. Ap. i., O. 2. Reifes von Dotter erfülltes Ei mit intervitellinen Chromatinresten, sekundäre Achromasie. Expulsierte Testazellen in Verfall, Chorion, Follikel nicht gezeichnet.

Fig. 13. Wie Fig. 12. Ap. i., C. o. 18. Dotterelemente des Eies von Fig. 12 mit anliegenden Chromatinpartikeln.

Fig. 14. Ascidia, geschlechtsreifes Tier. fix. Z.-M. ting. Hämalaun. Ap. i., C. o. 18. Chromatinemission aus dem Kern.

Fig. 15. Wie Fig. 14. A. i., C. o. 18. Ende der Chromatinemission, Chromasie. Angelagerte Follikelmutterzellen. (Der Schnitt trifft nicht den größten Durchmesser).

Fig. 16. Ascidia, geschlechtsreifes Tier. fix. Carnoy. ting. Del.-Eosin. A. i., O. 2. Ei mit geschlossener Follikelschicht. Invasion der Testazellen. Plasma in Chromasie, Beginn der Dotterbildung.

Fig. 17. Ascidia von 4 cm Länge. fix. Z.-M. ting. Del.-Eosin. A. i. O. 2. Lebhafte Dotterbildung, Testazellen mit chromatischen Partikeln, Chorion in Bildung, geschlossene Follikelzellschicht.

Fig. 18. Wie Fig. 17. Ei in vitelliner Achromasie mit intervitellinen Chromatinresten. Testazelleninhalt in Umbildung. Keimbläschen der Auflösung nahe. Chorion ohne Follikel gezeichnet.

Fig. 19. Wie Fig. 17. Ap. i. O. 2. Keimbläschen samt Nucleolus in weiterer Auflösung als in Fig. 18. Chromosomen werden sichtbar.

Fig. 20. Ascidia von 5 cm Länge. fix. Z.-M. ting. Del.-Eosin. Ap. i. O. 2. Ausgewachsenes Reifei voll Dotter. Expulsierte Testazellen in Degeneration. Chorion ohne Follikel gezeichnet.

Fig. 21. Styela, geschlechtsreifes Tier. fix. Carnoy. ting. Del.-Eosin. A. i. O. 2. Ei in Chromasie mit angelagerten Follikelmutterzellen.

Fig. 22. Wie Fig. 21. Plasmachromatin lockerer, geschlossene Follikelzellreihe.

Fig. 23. Wie Fig. 21. Weitere Auflockerung des Plasmachromatins, ausgebildeter »Chromidialapparat«. Aus der einfachen Follikelzellschicht werden nach außen und innen Zellen gedrängt.

Fig. 24. Wie Fig. 21. Innere und äußere Follikelzellschicht. Chorion in Bildung. Die Testazellen weisen chromatische Partikel auf. Beginn der Dotterbildung.

Fig. 25. Wie Fig. 21. Weitergebildete Follikel. Chorion. Zunahme der chromatischen Partikel in den Testazellen. Rege Dotterbildung bei gleichzeitiger und mengenproportionaler Abnahme des Plasmachromatins.

Fig. 26. Wie Fig. 21. Fortschreiten der Dotterbildung. Starkes Chorion ohne Follikel gezeichnet.

Fig. 27. Cynthia, geschlechtsreifes Tier. fix. Z.-M. ting. Safranin-Lichtgrün. A. i. O. 2. Ei in Chromasie. Aus der Schicht der ovoidkernigen Follikelzellen differenzieren sich ins Ooplama invahirende Zellen (Testazellen) mit sphäoriden Kernen.

Fig. 28. Cynthia, geschlechtsreifes Tier. fix. Z.-M. ting. Del.-Eosin. A. i., O. 2. Ei in vitelliner Achromasie. Testazellen dicht erfüllt von chromatischen Partikeln. Chorion. Follikel aus einem Gewebe großer sphärischer und kleiner länglicher Zellen gebildet.

Fig. 29. Cynthia von 1,5 cm Länge. fix. Z.-M. ting. Heid. A. i., C. o. 18. Eikern mit Netzstruktur und großem Nucleolus. Chromatin-Emission und -Zerstreunng im Ooplasma.

Fig. 30. Ascidia. fix. Subl.-Eisessig. ting. Del.-Ammonium-Rubin-Picrat. A. i. C. o. 12. Ei im ersten Anfang der Dotterbildung. Verteilung des emittierten Chromatins, »Pseudochromosomen«. Einzelne Dotterelemente. Annähernd kontinuierliche einfache Follikelzellschicht (nur teilweise gezeichnet).

Fig. 31. Styela, geschlechtsreifes Tier. fix. Carnoy. ting. Del.-Eosin. Ap. i. C. o. 18. Wie Fig. 32—34, etwa den Stadien der Fig. 22 und 23 angehörend.

Kernteilungen in der einfachen Follikelzellschicht; links vertikal, rechts tangential zur Eioberfläche.

Fig. 32 und 33. Wie Fig. 31. Geteilte Kerne, denen meist Zellteilungen folgen.

Fig. 34. Wie Fig. 31. Rechts Kern, der sich zur Teilung anschickt, links geteilte Kerne. Beides Teilungen zur Bildung von invahierenden Zellen (Testazellen).

Fig. 35. Wie Fig. 31. Testazelle vom Stadium der Fig. 25 mit chromatischen Partikeln im Innern. Dotterelemente. Chorion.

Fig. 36. Cynthia, geschlechtsreifes Tier. fix. Z.-M. ting. Del.-Eosin. Ap. i., C. o. 18. Testazelle vom Stadium der Fig. 28, überfüllt von chromatischen Partikeln, Kern in Degeneration. Lagerung des Plasmachromatins um die Dotterelemente. Chorion.

Fig. 37. Cynthia, wie Fig. 36. Umbildung der chromatischen Partikel und der Testazelle, Degeneration.

Fig. 38. Ascidia, geschlechtsreifes Tier. fix. Z.-M. ting. Del.-Eosin. Ap. i., C. o. 18. Umbildung der chromatischen Partikel in der expulsierten Testazelle. Stadium der Fig. 20.

Studien über Flimmerzellen.

Von

Hubert Erhard.

(Aus dem Zoologischen Institut München.)

Hierzu 16 Textfiguren und Tafel XXII und XXIII.

Inhalt.

Seite

1. Einleitung 310
2. Material und Methoden 311
3. Morphologie der Flimmerzelle 313
   A. Allgemeines 313
      a) Einteilung 313
      b) Vorkommen 313
   B. Spezielles 314
      aa) Material 314
      bb) Zellbestandteile ohne Flimmerapparat 314
         a) Kern 314
         b) Schlußleiste 315
         c) Zellsaum 317
         d) »Diplosomen« und »Trophospongien« 318
         e) Anhang 319
      cc) Flimmerapparat 319
         a) Cilien 319
         b) Basalkörper 326
         c) Basalkörperfasern 328
         d) Zwischenstücke 329
         e) Faserwurzeln 331
4. Genese des Flimmerapparates 344
   A. Flimmerung und Pseudopodien 344
      a) Entstehung von Flimmerbewegung aus Pseudopodien 344
      b) Vergehen und Umwandeln der Cilien 345
      c) Pseudopodienbildung bei Verbandszellen 349
   B. Genese des Flimmerapparates im engeren Sinn 350
      a) Genese desselben bei Metazoen 350
      b) Teilung von Flimmerzellen bei Metazoen 355

Seite
C. Die HENNEGUY-LENHOSSÉKsche Theorie 360
a) Einleitung 360
b) HENNEGUYS Ausführungen 360
c) LENHOSSÉKS » 362
d) Gründe für und wider die Theorie 362
e) Anhang 375
5. Funktion des Flimmerapparates 379
A. Cilie und Basalapparat 379
a) Einleitung 379
b) Arten der Bewegung 380
c) Stoffwechsel 380
d) Autonomie der Bewegung 381
e) Flimmerung im Zusammenhang und Reizübertragung 395
B. Faserwurzeln 396
a) Historisches 396
b) Eigene Versuche 401
c) Einwände und Kritik der fremden Ansichten 421
d) Anhang 425
6. Zusammenfassung und Schluß 427

---

1. Einleitung.

Die folgenden Untersuchungen wurden auf Rat von Herrn Privatdozent Dr. GOLDSCHMIDT angestellt. Bei seinen Studien über Mastigamöben war Herrn Dr. GOLDSCHMIDT eine merkwürdige Beziehung zwischen der Geißel und ihrem ins Plasma ziehendem Fortsatz bei *Mastigella vitrea* aufgefallen, eine Entdeckung, die ich an andrer Stelle näher schildern werde, und so riet er mir, die unter dem Namen Faserwurzeln bekannten analogen Gebilde der *Anodonta*-Typhlosoliszellen gleichfalls auf ihre Natur und Bedeutung hin zu untersuchen.

Von der Überlegung ausgehend, daß bei *Mastigella* durch Ausstoßen bzw. Einziehen der Faserwurzel die Geißel verlängert und verkürzt wird, glaubte Herr Dr. GOLDSCHMIDT, daß eine analoge Funktion den Faserwurzeln der Metazoenzellen zukomme, und riet mir, durch Anwendung einer Kirschgummilösung den Widerstand der Cilien zu steigern und zu beobachten, ob nicht auch hier künstlich das entstehe, was bei *Mastigella* natürlich vor sich geht, nämlich: Verkürzung der Cilie durch Einziehen der Wurzel. Von diesem ersten Versuch ausgehend, erweiterte sich die Arbeit zu einer Erörterung der Flimmerzellenfrage überhaupt. Das hierzu notwendige Literaturstudium wurde in Anbetracht dessen, daß sich allgemeine

Fragen nicht ohne reichliches Herbeiziehen derselben beantworten ließen, ferner, daß seit fast 30 Jahren — seit ENGELMANN — die Forscher nur einem jeweils ziemlich eng begrenzten Teil derselben ihre Aufmerksamkeit zuwandten, zu einer Übersicht über die ganze einschlägige Literatur erweitert. Vollständigkeit konnte und sollte dabei nicht erzielt werden, dennoch war ich bestrebt, für jede allgemein interessante Tatsache wenigstens einen Beleg zu bringen.

2. Material und Methoden.

Als Material dienten mir vor allem die Zellen der Typhlosolis von *Anodonta*. Daneben kamen noch zur Verwendung die Kiemenzellen von *Anodonta*, die Lebergangzellen von *Helix pomatia*, die Flimmerzellen der Rachenschleimhaut des Frosches, die adorale Wimperspirale von *Stentor coerulens*, die Körpercilien von *Frontonia*, ferner das Darmepithel von *Helix pomatia*, die Zellen des Nebenhodens des Meerschweinchens, die wurmförmigen Spermatozoen von *Paludina vivipara*, und endlich überließ mir mein Freund Dr. FRITZ ZIEGLWALLNER ein Präparat des Ependyms eines menschlichen Embryos.

Als Methoden dienten folgende: Die *Anodonta*-Typhlosoliszellen wurden auf Rat von Herrn Dr. GOLDSCHMIDT im Leben in Wasser und in einer Kirschgummilösung untersucht. Dies geschah unter Deckglas — es wurden auserlesene, nur 0,006 mm dicke hierzu verwendet, um ja jeden Druck zu vermeiden — mit Anwendung von Wachsfüßchen. Ein Stückchen Typhlosolis war vorher so der Länge nach durch ein scharfes Skalpell geteilt worden, daß man die Zellen so legen konnte, daß die am weitesten vorspringenden und sich somit vom hellen Untergrund abhebenden möglichst hoch zu liegen kamen, um von der Immersion erreichbar zu sein. Zu den Beobachtungen wurden nur ganz unversehrte, durch nichts gestörte Objekte verwendet, falls nicht eigens die Bezeichnung »Druckversuch« beigefügt ist. Sämtliche Beobachtungen wurden mit 1000facher Vergrößerung (ZEISS Comp. Oc. 8, Imm. 2 mm) gemacht. Die Kirschgummilösung war so konzentriert als möglich, d. h. von solcher Viscosität, daß sich eben noch jedes einzelne Gummistückchen im Wasser auflöste. Da aber am Gewebe selbst natürlich immer noch reichlich Wasser hängengeblieben war, war die Dichtigkeit der einwirkenden Flüssigkeit eine weit geringere. In Wasser wie in Kirschgummi wurde die Länge der Cilien mit einem LEITZschen

Ocularmikrometer gemessen, und zwar geschah dies so, daß zu in Wasser befindlichen Zellen auf der einen Seite des Deckgläschens eine Kirschgummilösung geleitet wurde, welche durch Entziehung des Wassers durch Filtrierpapier auf der andern unter das Gläschen gezogen wurde. In entsprechender Weise wurde der Kirschgummi wieder entzogen. Um ja sicher stets die gleiche Stelle zu messen, wurde, da manchmal durch die Änderung der Viscosität eine leichte Ortsverschiebung eintrat, der Kreuzstich angewendet.

Eine zweite Untersuchung betraf fixiertes gefärbtes Material, das im Augenblick der Abtötung sich in Wasser bzw. Kirschgummilösung befand. Mit wenig Erfolg wurde zur Fixierung Pikrinessigsäure und CARNOYS Gemisch, mit gutem Sublimat $^1/_2$ conc., die Fixierung nach BENDA, Sublimat $^1/_2$ conc. + 5 Teile Eisessig sowie Sublimat-Alkohol-Eisessig angewendet. Alle diese Fixierungen standen aber erheblich zurück hinter der Mischung Sublimat $^1/_2$ conc. + 2 Teile Eisessig, die für das Studium aller Zellbestandteile am geeignetsten war. Speziell zum Studium der Faserwurzeln auf ganz dünnen, 1 μ dicken Schnitten erwies sich etwa $8^1/_2$ % Formol am geeignetsten. Die Schnitte wurden längs und quer zur Achse der Typhlosolis, und zwar in der Dicke von 1 bis höchstens 7 μ dicken Schnitten gemacht. Gefärbt wurde vor allem mit Eisenhämatoxylin und APATHYS sogen. Nachvergoldung. Bei ersterer Färbung schien es mir, als ob durch Zusatz von sogen. Plasmafärbungen, wie Eosin, Bordeaux oder Lichtgrün, die Schärfe des Bildes eher beeinträchtigt würde. Waren auch alle Versuche, mit BIELSCHOWSKYS Methode — [ZIMMERMANN, (242)] — die Faserwurzeln darzustellen, vergeblich, so möchte ich doch auch die dahin zielenden Versuche an dieser Stelle erwähnen, um Herrn Dr. ZIEGLWALLNER und Herrn HEINRICH, Assistenten am Zahnärztlichen Institut, auch hier meinen besten Dank für ihre vielfachen Bemühungen zu sagen. — Ein weiterer Versuch an Typhlosoliszellen erstreckte sich auf die Feststellung von Wärmewirkungen, wozu mir ein vom Institut überlassener NUTALLscher heizbarer Mikroskopierschrank diente. Auch hier wurde stets 1000 fache Vergrößerung angewendet.

Die Kiemenzellen wurden senkrecht zur Kiemenlänge meist 5 μ geschnitten und am besten mit Subl. 2 Teile Eisessig fixiert, wogegen BENDAS Fixierung ziemliche Quellungen hervorrief. Als Färbungen dienten die nach WEIGERT — HEIDENHAIN — VAN GIESON und die Eisenhämatoxylinmethode mit oder ohne Bordeaux oder Eosin. Die Lebergangzellen von *Helix pomatia* wurden gleichfalls mit Subl.

2 Teile Eisessig fixiert und mit den gleichen Färbungen behandelt, ferner noch mit Delafieldschem Hämatoxylin und mit Boraxkarmin in Schnittfärbung bei 5 μ Dicke. Bei Boraxkarmin ist ein sehr rasches Extrahieren — langsames in einer Mischung von Glyzerin und salzsaurem Alkohol bewährte sich weniger — das beste. Die Rachenschleimhaut des Frosches wurde in physiologischer Kochsalzlösung mit oder ohne Zusatz von Kirschgummi untersucht, und die Cilien wurden bei 1500facher Vergrößerung gemessen. Die Wimperspirale von *Stentor* und die Cilien von *Frontonia* wurden gleichfalls mit und ohne Kirschgummizusatz studiert. — Die Darmzellen von *Helix* und die Nebenhodenzellen vom Meerschweinchen wurden mit Subl. 2 Teile Eisessig und Eisenhämatoxylin oder Weigert — Heidenhain — van Gieson gefärbt, besonders günstig erwies sich für die Nebenhodenzellen E. H. mit Lichtgrün. — Über die Behandlung des Ependympräparates ließ sich nichts mehr erfahren; es scheint mit E.H.-Bordeaux gefärbt zu sein.

3. Morphologie der Flimmerzelle.

A. Allgemeines.

a) Einteilung.

Rein morphologisch kann man die Flimmerzellen einteilen in solche mit circumpolarer und solche mit polarer Flimmerung. Erstere finden sich bei Ciliaten, letztere bei Mastigamöben, Flagellaten, verschiedenen Schwärmsporen und bei Metazoen.

b) Vorkommen.

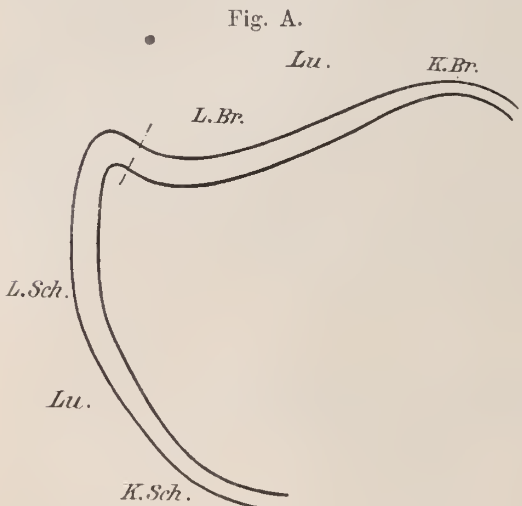
Flimmerzellen kommen fast in jeder Klasse des Tierreiches vor. Bis vor kurzem wurden stets die Arthropoden als Ausnahme von dieser Regel erwähnt. Eine Bemerkung von Fol (59. S. 229), der von Wimperzellen in den Schleifenkanälen von *Peripatus* spricht, blieb merkwürdigerweise in der ganzen Literatur völlig unbeachtet. Jetzt hat auch Vignon (230) — es ist dies allerdings der einzige neuere Fall — bei einem Arthropoden, nämlich im Darm der *Chironomus*-Larve, Flimmerbewegung am Lebenden gesehen und typische Flimmerzellen nach Fixierung festgestellt. Nie wurde Flimmerbewegung bei Nematoden gesehen.

B. Spezielles.

aa) Material.

Die folgende Beschreibung einer echten Flimmerzelle geht aus von meinen Beobachtungen an der Typhlosolis von *Anodonta*; daneben wurden ihr noch die Darstellungen verschiedener Autoren an diesem und andern Objekten sowie meine Beobachtungen an den Kiemen von *Anodonta*, Lebergängen und dem Darm von *Helix pomatia* und den Epididymiszellen des Meerschweinchens zugrunde gelegt. Die gröberen anatomischen Verhältnisse finden sich für meine ersteren drei Objekte bei Lang (141), für die Molluskenkiemen im besonderen bei Posner (180) und Bonnet (19) dargestellt. Im besonderen unterscheide ich an der Typhlosolis eine Reihe hellerer, schmalcylindriger Zellen auf der einen Seite, die gegen die Befestigung des Krystallstabes hin immer schmäler und länger werden, und eine zu dieser in etwa rechtem Winkel stehende Reihe breitcylindrischer, dunklerer Zellen (Fig. A und 1—3). Die Untersuchungen erstrecken sich hauptsächlich auf dic ersteren. Der Einfachheit wegen bezeichne ich im folgenden die dem Darmlumen zugekehrte Seite als die distale, die entgegengesetzte als die proximale.

Fig. A.



Anodonta typhlosolis. Querschnitt. Schema. *Lu.* = Darmlumen. *K.Sch.* = Kurze, schmale Zellen. *L.Sch.* = Lange, schmale Zellen. *L.Br.* = Lange, breite Zellen. *K.Br.* = Kurze, breite Zellen. —·— Grenze zwischen schmalen und breiten Zellen.

bb) Zellbestandteile ohne Flimmerapparat.

a) Kern.

In der auf einer Lage straffen fibrillären Bindegewebes aufsitzenden Zellreihe fällt fürs erste die wechselnde Lage des Kerns auf. An konvexen Stellen distal, an etwas konkaven Stellen proxi-

mal gelegen, alternieren sie bei ebener Zellage. BRÜCKE (23), v. SPEE (213) und M. HEIDENHAIN (91) haben aus diesem Verhalten an Darmepithelien auf einen starken Druck geschlossen, unter dem die mit flüssigerem Plasma und festerem Kern versehenen Zellen stehen, v. SPEE (213) hat ihn zu berechnen versucht und HEIDENHAIN (91) hat uns ein Schema der Anordnung gegeben. Der längsovale, fast die ganze Breite der Typhlosoliszelle einnehmende Kern besitzt ein oder zwei Kernkörperchen. Die Zweizahl geht aus der Einzahl durch Teilung ohne merkliche Veränderung der übrigen Kernbestandteile vor sich (Fig. B).

Fig. B.



Kernkörperchenteilung. Schema. Typhlosolis.

Bisweilen beobachtete ich am gefärbten Material Kernkörperchenausstoßung bei Vorhandensein von zwei Nucleoli, das distale Kernkörperchen der Kernmembran genähert oder dieselbe vorwölbend, oder endlich außerhalb des Kerns. Es findet also Kernkörperchenausstoßung statt (Fig. 4 *a—e*). Über das Schicksal des ausgestoßenen Kernkörperchens konnte nichts ermittelt werden, es scheint mir aber, als ob sich der Nucleolus im Zellplasma auflöse. Der ganze Vorgang muß als normal betrachtet werden, da keinerlei pathologische Veränderungen der Zelle dabei beobachtet wurden.

b) Schlußleiste.

Ein weiterer Bestandteil im Epithel der Typhlosolis ist die Schlußleiste. Ich fand sie ferner in den Flimmerzellen der Kiemen desselben Tieres und den *Helix*-Lebergangzellen. In diesen drei Fällen ist sie allerdings sehr schwach entwickelt. Ganz besonders schön aber stellte sie sich mir dar bei den Zellen der Ductuli efferentes des Meerschweinchens (Fig. 5 und 6). Zu ihrer Beurteilung möchte ich folgende Beobachtungen andrer Autoren heranziehen: Die von FUCHS (66) an den Coni vasculosi der Maus, STUDNICKA (222) am Ependym, SCHMINCKE (199) an den Schleim- und Eiweißzellen der Regio respiratoria des Menschen, MAZIARSKI (161) an den Ampullen der Nephridien der Oligochäten, STUDNICKA (224) bei den verschiedensten Epithelien, GURWITSCH (78) am Kaninchenfimbriaepithel, einer Drüsenzelle aus dem Lumbricusdarm und (79) an secernierenden menschlichen Nebenhodenzellen, HEIDENHAIN und COHN (98) an Epithelien von Vogelembryonen; ein Schema gibt endlich STÖHR in

seinem Lehrbuch. Was die Lage der Schlußleisten betrifft, so fand sie GURWITSCH (78) in gleicher Höhe, STUDINCKA (224) und ich unter dem Zellsaum; wenn ein solcher fehlte, befanden sie sich am Ende der Zellen, höchstens von einer protoplasmatischen Quellkuppe (HEIDENHAIN und COHN) (98) oder von einem Sekretpfropf (SCHMINCKE) (199) überragt. Über ihre Bedeutung gibt es drei Ansichten. HEIDENHAIN und COHN (98) glauben, daß sie die Bedeutung haben, das Eindringen schädlicher Substanzen von außen in das Innere der Intercellularlücken zu verhindern, STUDNICKA (224) glaubt, daß an seinem Objekt, dem Ependym, schon die Membrana limitans interna diesen Dienst erfülle und sie demnach nur zur Zellverkittung dienen könnten, Herr Dr. GOLDSCHMIDT endlich deutete sie in seiner Vorlesung als formgebende Substanzen, die die Wirkung eines auf eine flüssige Substanz aufgelegten Drahtgitters (sogen. PLATEAUsche Tropfen) haben. Die HEIDENHAINsche Auffassung scheint mir durch STUDNICKAS Betrachtung widerlegt. Daß sie aber nur zur Verkittung dienen sollten, scheint mir nicht wahrscheinlich, da dazu nicht so ungemein widerstandsfähige Gebilde, wie dies die Schlußleisten sind, nötig sind, und es zahlreiche feste Epithelien ohne solche gibt. Bedenkt man ferner, daß sie sich bei Zellen mit Zellsaum gerade an der Stelle befinden, an der das flüssige Protoplasma der meisten Stütze bedarf, nämlich an der Verbindungsstelle der seitlichen Zellgrenze mit dem Zelldeckel, und daß dieser umso notwendiger ist, als in der Zelle ein starker Überdruck herrscht, so ist es schon bei diesen Zellen das Wahrscheinlichste, daß die Schlußleisten zu ihrer Formerhaltung dienen. Bestärkt wird diese Auffassung noch dadurch, daß die Schlußleisten von den nackten Zellen besonders solche mit noch nicht so entwickelter Eigenform — also wohl noch nachgiebigerem Plasma — auszeichnen, wie embryonale Zellen (HEIDENHAIN und COHN) (98) oder, und dies ist der häufigste Fall, in Sekretzellen sich vorfinden (SCHMINKE) (199), (GURWITSCH) (79), die ständig ihren Druck ändern und deren Plasma in verschiedenen Viscositätsstadien des Zusammenhalts bedarf. Am klarsten erscheint diese Auffassung bei Betrachtung der GURWITSCHschen Fig. 10 (78), wo eine Drüsenzelle aus dem Lumbricusdarm faßförmig angeschwollen ist, die umliegenden Flimmerzellen konkav zusammengedrückt hat und selbst infolge ihres Innendruckes von einer kreisrunden, wie ein Faßreif auf ihrer Oberfläche lagernden Schlußleiste zusammengehalten wird. Wo lauter secernierende Zellen nebeneinanderliegen, kann das Zusammenfließen nur durch starke Oberflächenleisten verhindert werden.

c) Zellsaum.

An der Typhlosoliszelle (Fig. 1, 2, 3), der Kiemenzelle (Fig. 7) und (im Gegensatz zu HEIDENHAIN) (92) auch an der Lebergangzelle (Fig. 8), nicht aber an den ganz langen Typhlosoliszellen in der Nähe des Kristallstabansatzes, fand ich eine die Zellen bedeckende, vom eigentlichen Plasma scharf abgesetzte Schicht, eine Cuticula, im Sinne F. E. SCHULZES (205). Ich nenne sie einfach Zellsaum. Dieser tritt erst bei Zellen mit konstanter Eigenform auf, er dient zur Festigung, wie KÖLSCH (134), PÜTTER (189) und andre gezeigt haben. Strukturen wurden in ihm nicht beobachtet [entgegen SCHNEIDERS und JIJIMAS Angabe von Körnelungen (201) und (117)], durch Druck wird er verflüssigt, wie KÖLSCH an Ciliaten und ich an *Anodonta* beobachten konnten, beim Zerfließen treten nach KÖLSCH (134) an bestimmten Stellen Gerinnungen auf. Drückte ich die Zellen leicht, so trat unmittelbar nach Verflüssigung des Saumes das Plasma in Form einer Quellkuppe aus (Fig. 9 und C); ließ ich Wärme einwirken, so kugelte sich, nachdem der Zellsaum verflüssigt und die Zelle aus dem Verband gelöst war, die Zelle nach dem für Flüssigkeiten geltenden Kapillaritätsgesetz ab (Fig. 10*a*), beides, wie ich glaube, Beweise für die festigende und schützende Wirkung des flüssigeren Innenplasmas durch den mehr gelatinösen Zellsaum. Hier nur dies, da eine nähere Beschreibung beider Versuche an andrer Stelle gegeben werden soll. Rein histologisch betrachtet, fassen die Forscher den Zusammenhang des Zellsaumes mit den Cilien, den schon VALENTIN (226) als »abschließende trommelfellartige obere Wand« an Flimmerzellen auffand, verschieden auf. ENGELMANN (45), KÖLLIKER (132) und BÜTSCHLI (27) lassen die Cilien in den Zellsaum übergehen. EICHHORST (245), STUDNICKA (224), SOCHACZEWER (211), JIJIMA (117), HATSCHEK (246), LANG (141) und APATHY (5) stellen es so dar, als ob die Cilien den Saum durchbohrten. Hat BÜTSCHLI (27) für die Infusorien den Beweis des Zusammenhangs schon dadurch gebracht, daß er zeigte, daß bei abgehobener »Pellicula« zugleich die Cilien mit angehoben werden und sprechen, wie ich glaube, später zu erörternde, entwicklungsgeschichtliche und experimentelle Gründe für seine Auffassung, so muß ich ganz besonders gegen APATHY an andrer Stelle Stellung nehmen. Hier

Fig. C.



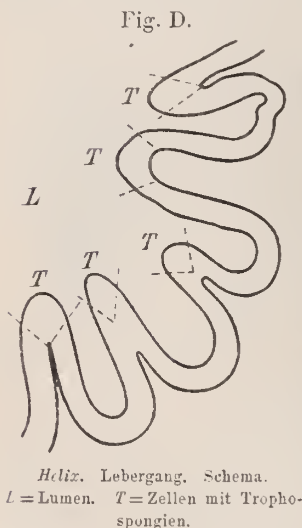
Quellkuppe im Leben mit Achsenfäden.

nur so viel, daß seine Goldchloridmethode besonders ungünstig zur Darstellung solcher Verhältnisse ist. Was STUDNICKA (223) betrifft, der die Cuticula von *Petromyzon*-Zellen »ganz deutlich perforiert sieht«, wobei die Poren zum Austritt der Cilien dienen, doch wie es scheint, viel größer sind, »als es zu diesem Zwecke nötig ist«, so scheint es sich hier mehr um einen Stäbchensaum als einen durchbohrten Saum zu handeln.

d) „Diplosomen" und „Trophospongien".

Ich möchte noch zweier, in Flimmerzellen selten aufgefundener Gebilde gedenken, ich meine, ohne hier irgendwie schon eine Deutung zu versuchen, die »Diplosomen« und die »Trophospongien«. Über erstere besitzen wir Angaben von HENRY (103) (Nebenhodenflimmerzellen der weißen Ratte), HOLMGREN (113) (Nebenhodenflimmerzellen der weißen Maus), FISCHEL (52) (Ösophagusflimmerzellen der Salamanderlarve), EISMOND (43) (Ösophagus von Urodelenlarven), STUDNICKA (222) (Salamanderlarve: besonders Zungenepithel, *Petromyzon*: obere Partie der Kiemenhöhle, Thyreoidea und Darmkanal) und WALLENGREN (236) (Kiemenzellen von *Anodonta*). Ich fand »Diplosomen« in Flimmerzellen der *Anodonta*-Kiemen (Fig. 7), denen der *Anodonta*-Typhlosolis (Fig. 1, 11 und 12) und der Ductuli efferentes des Meerschweinchens (Fig. 5 und 6). »Trophospongien« stellte HOLMGREN (112 und 113) in den Lebergängen von *Helix* und BERGEN (17) in der Trachealschleimhaut von Igel, Katze und Mensch dar. Ich beobachtete »Trophospongien« gleichfalls in den Lebergängen von *Helix pomatia* (Fig. D und 13—16). Ferner möchte ich die Befunde von ARNOLD (7) am Wimperepithel des Froschrachens und von FUCHS (66) an dem des Nebenhodens der Maus in diesem Sinne entgegen der Auffassung der beiden Verfasser deuten. Die Begründung meiner Vermutung sowie die nähere Auseinandersetzung über beide Gebilde läßt sich in diesem rein beschreibenden Teil nicht geben; sie sollen beide im Zusammenhang mit der Physiologie der Zelle besprochen werden.

Fig. D.



Helix. Lebergang. Schema. *L* = Lumen. *T* = Zellen mit Trophospongien.

e) Anhang.

Anhangsweise mögen noch folgende Beobachtungen an der Typhlosoliszelle hier erwähnt werden: An Fremdbestandteilen finden sich in ihr häufig Nahrungsballen, die sich selbst bei Hungerkulturen oft monatelang erhalten. Ferner können in die Zellen Wanderzellen mit lappigen Kernen eindringen, genau wie sie Carazzi (29) im Darm und in den Kiemen von *Ostrea* darstellte. Diese erzeugen bisweilen um sich einen hellen Hof im Plasma. Geht die Zelle zugrunde, so geschieht dies unter den typischen Erscheinungen des »körnigen Zerfalls«; desgleichen erfolgen die Kerndegenerationen genau in der Art, wie sie Brasil (22) aus dem Polychätendarm geschildert hat.

Nach dem kann zur Darstellung des Wimperapparates geschritten werden.

cc) Flimmerapparat.

a) Cilien.

Unter Cilien verstand man früher meist einfachere schwingende Zellanhänge. Ich will mich hier auf eine rein anatomische Beschreibung der neueren Darstellungen beschränken; die Physiologie und Entwicklungsgeschichte soll an andrer Stelle berücksichtigt werden. Im einfachsten Fall sind Cilien schwingende Härchen von homogenem Aussehen. Die Cilien wurden nach dem Vorgange Engelmanns (47) bis in die allerneueste Zeit stets als doppelbrechend betrachtet. Dem ist jetzt Vlès (233) auf Grund seiner Beobachtungen an den Kiemen der Miesmuschel entgegengetreten, ohne selbst eine ganz bestimmte Ansicht zu äußern. Er sagt: »Si donc on peut parler à juste titre de biréfringence musculaire, il faut être très réservé au sujet de la biréfringence des cils, dont tout semble contredire l'existence et qui pourrait bien n'être qu'une dépolarisation partielle par réfraction ou réflexion«. Eingehender haben diese Ansicht Mackinnon und Vlès begründet (155). Ihre Zusammenfassung lautet:

Doppelbrechung	Muskelfibrillen Protozoenmyoneme
Doppelpolarisation	Cilien der Epithelien » » Protozoen » » Ctenophoren Spermatozoenschwänze Leib und undulierende Membran von *Trypanosoma balbianii*.

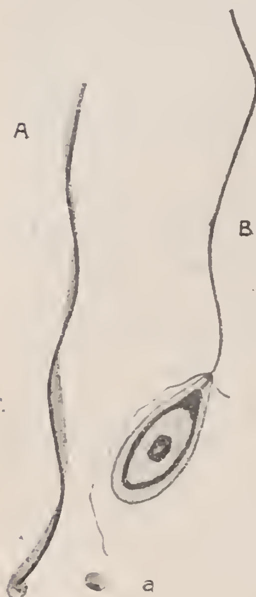
Die meist gleich dicke Cilie kann an ihrer Ansatzstelle eine Verdickung haben, die ENGELMANN (47) als Bulbus bezeichnet und von der er sagt: Der auf die Zwischenglieder folgende Teil der Wimper ist in vielen Fällen, besonders nach Einwirkung von chromsauren Salzen auch wohl $^1/_3$ Alkohol und ähnlich wirkenden Agentien (konz. Borsäure, konz. Salicylsäure, MÜLLERscher Flüssigkeit), in einer Länge von meist etwa 0,5 μ spindelförmig bis kugelig verdickt, auch etwas stärker lichtbrechend. Er mag als Bulbus vom Schaft der Cilie unterschieden werden. Er ist positiv doppelbrechend und verhält sich auch sonst wie die Wimperschäfte, in die er kontinuierlich übergeht (l. c. S. 517). Der Querschnitt der folgenden Cilie ist, wie dies besonders PLENGE (178) nach seinen Beobachtungnn an Mycetozoenschwärmern schildert, bald kreisrund, bald oval. »Im allgemeinen ...« fand er »die Geißel immer gleichmäßig gefärbt mit fast parallel verlaufenden Seitenlinien, gegen das Ende zu sich ganz allmählich ein klein wenig verdünnend«. Solch allmähliche Zuspitzung hat KÜNSTLER (139) an Flagellatengeißeln und FISCHER (53) an *Euglena viridis* und *Polytoma Uvella*, welch letzterer sogen. Peitschengeißel »in einen sehr feinen, langen Faden ausläuft«, beobachtet.

Ein plötzliches Dünnerwerden sah SELIGO (208) an der hinteren Geißel von *Cercomonas longicauda*. (»Oft sieht man etwa in der Mitte dieses Schwanzes einen kleinen Absatz, von dem ab der Schwanz in eine lange, feine Spitze ausläuft«). LÖFFLER (152) endlich gibt eine Beschreibung der Wimper eines nicht näher bestimmten Infusors, die lautet: »Die Wimpern haben nach ihrem freien Ende zu einen deutlichen Absatz, bis zu diesem ist die Wimper nahezu gleichmäßig, dann wird sie plötzlich außerordentlich fein, um in einem kleinen Knöpfchen zu endigen ..... Die eigentümliche Struktur der Wimpern scheint mir die Erklärung zu gestatten, daß die dickeren, bisher allein gesehenen Wimperhaare eine Scheide darstellen, aus welcher feine protoplasmatische Fortsätze hervorragen, welche die knopfförmigen Endanschwellungen zeigen und darnach wohl als Tastorgan anzusehen sind«. Nach GOLDSCHMIDT (73) konnten ferner in neuester Zeit noch BÜTSCHLI (246), PROWAZEK (186), HAMBURGER (84) und SCHUBERG (204) solch differenzierte Endstücke der Geißeln nachweisen. — Seitliche Anhänge an den Geißeln fand ferner mit Hilfe der LÖFFLERschen Geißelbeize LÖFFLER (152), der uns davon Mikrophotographien gibt, und FISCHER (53) auf. Es ist allerdings eine weit verbreitete Überzeugung, daß es sich in beiden Fällen um Kunstprodukte handelt. — Zu den inneren Geißelstrukturen

übergehend, fällt vor allem auf, daß schon ältere Autoren hier die kompliziertesten Formen gesehen zu haben glauben. Wenn aber STUART (219) angibt, am »Cirrenvelum« von *Aplysia virescens* eine »Reihe enganliegender Muskelfibern«, die aus viereckigen Muskelteilchen bestehen, beobachtet zu haben, so sieht schon die beigegebene Figur so unwahrscheinlich aus, daß es keiner weiteren Worte bedarf. HENSEN (104), der zwar an epithelialen Flimmerzellen von *Pecten jacobaeus* ebenfalls »rechteckige Muskelelemente auffallend klar« in den Cilien gesehen haben will, sagt selbst, daß darauf kaum Gewicht zu legen ist, da er seine Präparate mit chromsaurem Kali gehärtet habe; es handelt sich auch wohl nur um eine einfache Schrumpfung. Auch SIMROTHS (210) Angabe, daß Haken, Griffel und Borsten der Infusorien aus innerer Protoplasmafüllung und einer sich darüber stülpenden cuticularen Haube bestehen — er gibt eine solche Abbildung von den Peristomwimpern von *Stentor coeruleus* — kann füglich übergangen werden. TÖNNIGES (zitiert nach MAIER (156) gibt an, daß er Strukturen in *Opalina*-Cilien gesehen habe, wogegen sich jedoch MAIER (156) wendet, und KÜNSTLER (139) gibt eine Querstreifung wie bei Muskelfibrillen bei folgenden Flagellaten an: *Cryptomonas ovata*, *Chilomonas paramaecium*, *Euglena oxyurus*, *Phacus pleuronectes*, *Trachelomonas hispida*, *Entosiphon sulcatum*, *Chlamydomonas pulviculus* und *Astaria costata*. Die beigegebenen Bilder ähneln aber sehr denen von schrumpfenden Geißeln. Es blieben also höchstens die Darstellungen PLENGES (178) übrig, der an den Geißeln von Mycetozoenschwärmern abwechselnd hellere und dunklere Stellen beschreibt. Echte Querstreifung scheint also nur bei dem Tentakel von *Nocticula* vorzukommen, wenn man dieses Gebilde überhaupt zu den Geißeln rechnen darf. Anders ist es mit dem Achsenfaden der Geißel, den verschiedene Forscher beschreiben. Zwar hat sich FISCHER (53), der auch seine Befunde von Körnchenreihen an den Geißeln von *Polytoma Uvella* und *Bodo sp.* für Kunstprodukte erklärt, über den Achsenfaden skeptisch ausgesprochen, indem er glaubt, daß nach Anwendung der LÖFFLERschen Beize mit darauffolgender Färbung ein Achsenfaden nur dadurch zustande komme, daß zwar die äußeren Schichten der Geißel schon verquollen, die inneren dies dagegen nicht sind, letztere also leichter die Farbe aufnehmen und somit einen Achsenfaden vortäuschen müssen. FISCHERS Einwand erledigt sich aber heute dadurch, daß auch ohne Beize der Achsenfaden zur Darstellung gebracht wurde. Am eingehendsten hat diese Fälle PLENGE (178) behandelt, und seine

Bilder, besonders das von *Trachelomonas* (Fig. E), dessen Geißel deutlich einen Achsenfaden mit seitlich anhängendem protoplasmatischen Flossensaum zeigt, scheinen so überzeugend, daß man kaum seinen Nachsatz begreift: »Nach einigen Bildern könnte man einen Achsenfaden mit seitlichem, bandförmigem Saume annehmen, doch möchte ich mich eines abschließenden Urteils noch enthalten«. Ganz überzeugend ist dagegen die Beobachtung von Awarinzew (8) Fig. F an der *Chilomonas*-Geißel, bei der sowohl im normalen Zustand der Achsenfaden gesehen wurde, als auch bei Zerfall des umgebenden Protoplasmas als eine Art feste Stütze übrig blieb. Soweit die von mir selbst studierte Literatur; bei Goldschmidt (73) findet sich noch folgendes angegeben: .... »Sodann vermochte Bütschli (1902) den Nachweis eines Achsenfadens bei Flagellaten zu erbringen, das gleiche gibt Prowazek (1904) für *Trichomastix lacertae* an und Koltzoff (1906) für Flimmerzellen von Pteropoden«. Ich möchte mich auch darin Goldschmidt (l. c. S. 119) anschließen, daß ich gleichfalls die Befunde von plötzlich abgesetzten dünnsten Cilienendstücken als ein Heraussehen des Achsenfadens deute. Goldschmidts eigene Beobachtung an *Mastigella vitrea* möchte ich später im Zusammenhang mit den Faserwurzeln besprechen.

Fig. E.



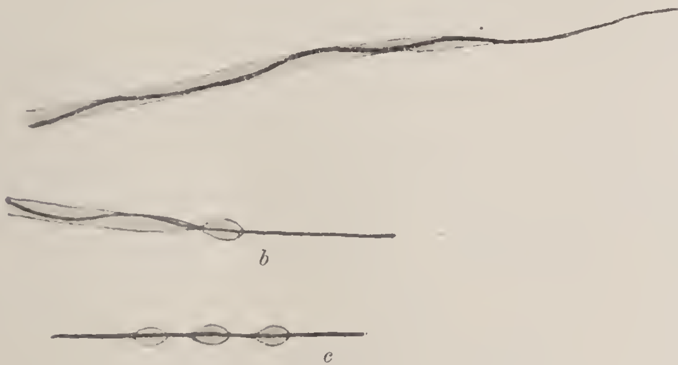
A. Geißel von *Trachelomonas*. *a* Querschnitt. *B.* Teil eines Mycetozoenschwärmers (aus (Gurwitsch nach Plenge).

Zu meinen eigenen Versuchen übergehend möchte ich fürs erste einen Pressungsversuch erwähnen, durch den ein sehr feines Fädchen nach Quellung von jedem Basalkörperchen ausgehend, nicht nur in der Länge der ehemaligen Zellsaumbreite, sondern noch etwas weiter im Leben verfolgt werden konnte (Fig. C).

Ferner wurden solche unter dem Mikroskop gepreßte Zellen rasch in Fixierungsflüssigkeit gebracht, und so ergab sich nach der Färbung am geschnittenen Objekt ein merkwürdiges Bild. In der Quellkuppe, die deutlich wabigen Bau zeigte, befanden sich, je von einem Basalkörperchen ausgehend, sehr feine, stark gefärbte, vielfach geschlängelte Fäden, die viel dünner als Cilien

und mit diesen nicht zu verwechseln waren (Fig. 9). Abgesehen nämlich von diesem Dickenunterschied und der Färbung nehmen Cilien selbst stark verletzter Zellen nie solch wirr sich schlängelnde Formen an. Gegen die Täuschung, als ob ich tiefer liegende Cilien für um so feinere Gebilde hielt, schützte die Güte der Mikrometerschraube. Wo solche sich vorfanden, konnten sie leicht von den Fädchen unterschieden werden. In den so dargestellten Fäden, die wohl noch dünner als die Faserwurzeln sind, kann man nichts andres als die Achsenstäbe der Cilien erblicken. Schlugen auch meine das gleiche Phänomen bezweckenden Wärmeversuche fehl, so ergab der Zufall das gleiche. Eine unvorsichtige Präparation hatte da und dort eine Zelle zur Quellung gebracht, und manchmal konnten auch hier die feinen Fädchen in der Quellkuppe gesehen werden.

Fig. F.



Chilomonas paramaecium. Cilie mit Achsenfaden. *b* und *c* nach Quellung. (Nach Awarinzew.)

Die Beobachtungen Plenge's von Achsenfäden mit Flossensaum erinnern, wie ich glaube, rein äußerlich an die Trypanosomenverhältnisse. Wenigstens schien mir dies so beim Vergleich mit den Schilderungen von Schaudinn (197), Prowazek (187), Keysselitz (127), Minchin (168) und Franca (60). Hierher gehören wohl auch die fusiformen Spermatozoiden von *Stylorhynchus*, wie sie Léger (147) geschildert hat. Daß die Bildung: Achsenfaden mit umgebender undulierender Membran, wiederum den Verhältnissen bei den Spermatozoen entspreche, darauf hat schon Schaudinn (197) hingewiesen.

Geht man in der rein formalen Betrachtung echter Cilien weiter, so fällt besonders die große Mannigfaltigkeit wimpernder Gebilde bei den Infusorien auf. Im wesentlichen ist sie, wie besonders Maier (156) ausführte, durch verschiedenes Zusammenkleben verschiedener Cilien entstanden. Entz (49) schildert einen Übergang von mehreren Wimpern in flach gedrückte Membranellen an der adoralen Wimperspirale von *Tintinnidium fluviatile*, indem hier die Membranellen an ihrem Proximalende in sehr feine Wimperfibrillen zerfasert sind, welche zweiseitig abstehen und den Wimpern »das zierliche Aussehen einer Reiherfeder verleihen«. Johnson (123) ferner sagt von den Tastborsten von *Stentor coeruleus* und *roeselii*, daß sie häufig als Cilien bewegt werden, um plötzlich wieder starr zu Borsten zu werden. Auch die Entwicklung der Borsten, die Wallengren (235 geschildert hat, spricht für eine Zusammensetzung aus Cilien. Von den Randborsten von *Stylonychia mytilus* sagt er, daß sie sich als eine Reihe sehr nahe aneinandersitzender cilienähnlicher Gebilde anlegen, die schon beim ersten Hervortreten lebhaft schwingende Bewegungen haben. Ähnliches sah er an *Gastrostyla sterkii* und den Rückenborsten von *Uronychia*, welch letztere erst, wenn sie ihre definitive Länge beinahe erreicht haben, steif und starr werden. Maier (156) schließt daraus, daß wir in Tastborsten, weil sie Basalkörperchen besitzen, »umgewandelte Cilien erblicken müssen, die ihre aktive Bewegung vollständig eingebüßt haben und nun als starre Borsten in den Dienst der Tastfunktion eingetreten sind«. So sehr bei den Protozoen Sinnesorganellen und Bewegungsorganellen ineinander übergehen — es mag hier nur an die bekannten Fälle der Infusoriengeißeln erinnert werden, welche bald rythmisch schlagen, bald vorsichtig sondieren —, so scharf müssen wir bei den Metazoen zwischen beiden Formen unterscheiden, da hier die Sinnesorganellen ganz in den Dienst der nervösen Reizleitung getreten sind. Auf diesen Unterschied hat schon Flemming (55) an den Molluskenepithelien aufmerksam gemacht, wo er sogen. Pinselzellen mit starren glatten Härchen, die Sinneszellen sind, von den eigentlichen Flimmerzellen unterscheidet. Die größte Ähnlichkeit mit Flimmerzellen, wenn auch wohl gleichfalls von ihnen zu trennen, haben die Haarzellen aus der Crista acustica und der Haut des Lachsembryos, welche Fürst (67) also beschreibt: »Die sogenannten Haarzellen besitzen einen Speer oder das Haar, welches aus zusammengeschlossenen Cilien besteht, eine Basalscheibe, die aus durch Eisenhämatoxylin schwarz gefärbten runden Körperchen gebildet scheint,

und einen Conus oder Kegel, der nach unten in der Zelle sich fortsetzt und von Eisenhämatoxylin auch stark gefärbt wird. Das Ganze — das Haar, die Scheibe und der Conus — bildet durch seine Begrenzung und Farbe ein zusammenhängendes Organ in der Zelle, den Haarapparat. Der Haarapparat ist wahrscheinlich das Empfindungsorgan der Haarzelle«.

Wie die Tastborsten der Infusorien, so leitet MAIER (156) auch die undulierende Membran von Cilien ab. Nach ihm ist sie bei *Stylonychia* aus einzelnen verklebten Cilien zusammengesetzt, von denen jede ein Basalkörperchen hat. Bei *Carchesium* und *Vorticella* besteht sie aus drei Reihen verklebter Cilien, da hier drei Reihen von Basalkörpern vorkommen, bei *Glaucoma* und *Paramaecium* aus noch viel mehr. Bei der undulierenden Membran von *Condylostoma* hat BOVARD gleichfalls eine Reihe von Basalkörpern aufgefunden (20).

Von den Membranellen ferner sagt MAIER: »An der Basis der Membranellen finden wir stets einen Basalsaum. Interessant ist es nun, daß dieser sich allgemein aus zwei Reihen von Basalkörpern zusammengesetzt zeigt«. Membranellen bestehen also nach seiner Ansicht aus zwei Reihen verklebter Cilien. Diese sitzen, wie er an *Nycotherus* zeigte, ectoplasmatischen Verdickungen, dem sogenannten Basalwulst, auf.

An den Membranellen der adoralen Wimperspirale von *Stentor coeruleus* konnte ich selbst beobachten, daß nachdem dem Wasser eine Kirschgummilösung zugesetzt worden war, an einer Stelle plötzlich eine Membranelle sich in langsam durcheinanderschwingende Cilien auflöste.

Auch die Membranulae, wie sie sich am hinteren Wimperkranz von *Carchesium* und *Vorticella* finden, bestehen nach MAIER l. c. aus einer Reihe miteinander verklebter Cilien, die ebensovielen Basalkörpern entsprechen.

Am Fuße der Cirren befinden sich gleichfalls, wie dies MAIER an *Stylonychia histrio* beobachtete, zahlreiche Basalkörper, die aber hier in der Form einer Platte angeordnet sind und die auf ebensoviel verschmolzene Cilien deuten. Auch hier schildert BOVARD l. c. Basalkörperchen.

Vergleiche seiner Befunde mit denen an Metazoen zieht MAIER, indem er Cirren mit den verklebten Fortsätzen der Geißelzellen aus dem Gehörgang von *Petromyzon*, wie sie STUDNICKA (223 S. 15, Fig. 19) beschrieb, homologisiert und neben die Membranellen, insbesondere

die vom *Stentor*-Typus, die Fortsätze der sogenannten Eckzellen der *Anodonta*-Kieme stellt.

Ähnlichkeit mit den Protozoenstrukturen scheinen mir ferner Brasils (22) (Fig. 37, 47) Schilderungen der Mitteldarmzellen von *Lagis koreni*, einem Amphicteniden, zu haben, wo aus einer übereinanderstehenden Doppelreihe von Basalkörpern ein Flimmerpinsel entspringt. Als typische verklebte Cilien betrachtet Gast (68) die Wimperflammen. Am *Rotator Apsilus vorax* sah er, daß diese aus 5—6 nebeneinanderliegenden verschmolzenen Cilien bestehen, die von ebensoviel gleichfalls verschmolzenen Basalkörpern getragen werden. Auch Engelmanns (48) Schilderung der Kiemeneckzellen von *Cyclas cornea*, bei denen aus zwei Längsreihen von Basalkörpern so die Cilien entspringen, daß stets auf nebeneinanderliegenden Körnern zwei Schäfte entspringen, die sich nach kurzer Zeit zu einer einheitlichen Cilie vereinigen, scheint hierher zu gehören. Verklebte Cilien beobachtete ferner N. Holmgren (116) an der Mundschildcuticula von *Chaetoderma nitidulum*. Die Cilien ganzer Zellreihen sind außer dem bekannten Beispiel der Ctenophorenruderplättchen auch nach Gaules (69) Darstellungen (entgegen Claparède, der den ganzen Fortsatz für eine einzige Cilie hält), bei den Kiemen von *Aricia foetida* verklebt.

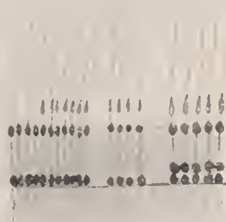
b) Basalkörper.

Wenn wir die sogen. Basalkörperchen betrachten, so kann man wohl sagen, daß sie allen echten Flimmerzellen eigen sind. Ihre Ubiquität bei Infusorien, wo sie am schwersten auffindbar waren, hat N. Maier (156) und Johnson (123) dargelegt, und wenn man auch dieselben noch nicht in den pendelnden Pseudopodien und übrigen Cilienübergängen beobachtet hat, so kann doch der Satz gelten, daß sie den eigentlichen Cilien nie fehlen. Freilich ist ihre Darstellung oft nur mit der trügerischen E. H.-Methode möglich, und dieser Umstand hat Fischer (54) veranlaßt, ihre Existenz überhaupt in Abrede zu stellen. Hätte Fischer Kenntnis von der Arbeit Frenzels (66) gehabt, der alle seine Untersuchungen am Lebenden machte und der diese Verhältnisse bisher am genauesten darstellte, so wäre ihm das nicht vorgekommen.

Ich gebe hier ein Schema nach Frenzel (62) (Fig. G). Man ersieht daraus, zu welcher Kompliziertheit sich diese Gebilde erheben können, ein Umstand, den auch Samassa abbildet. Umgekehrt können bei reihenförmiger Anordnung einer einzigen Schicht die

Körperchen »der nämlichen Reihe durch einen .... stärker färbbaren Streifen untereinander verbunden sein (HEIDENHAIN an *Helix* [92]) oder gar alle zu einem einheitlichen Basalsaum verschmolzen sein (adorale Wimperzone von *Bursaria truncatella* nach N. MAIER [156]). Die Verteilung der gesonderten Körperchen findet entweder in Längsreihen (ENGELMANN an *Cyclas cornea*, Eckzellen der Kiemen [48]) oder Schrägreihen (45 %) (ENGELMANN an *Anodonta*, *Cyclas*, *Cardium*, *Unio*, *Mytilus*, *Ostrea* und HEIDENHAIN an *Helix* [92]) statt. Über letztere Anordnung sagt ENGELMANN l. c. S. 515: «Die physiologische Bedeutung der schrägen Anordnung der Cilien« (also auch der Basalkörper; s. später! ego) »liegt wohl in den mechanischen Vorteilen, welche sie gewährt. Einmal muß diese Anordnung gleichsam wie eine Vergrößerung der Ruderfläche wirken; dann hat jede einzelne Wimper, da sie in die Lücke zwischen ihren beiden Vorder- bezüglich Hintermännern hineinschwingt, größeren Spielraum für ihre Bewegungen als bei Anordnung in den Schwingungsebenen parallele Reihen«. Und über ihre Natur sagt derselbe Forscher (l. c. S. 516): »Die Fußstücke« (Basalkörperchen) sind stark, und zwar einfach lichtbrechend, die Cilien dagegen positiv doppelbrechend. Die Molekularstruktur der Fußstücke ist also eine andere. Sie sind resistenter gegen Reagentien und werden meist stärker gefärbt als die Cilien und das Körperprotoplasma. Nach konz. Borsäure färben sie stärker: Wässerige Lösung von Anilinblau, Indulin, Karmin, Pikrokarmin, Methylgrün; gleichstark färben sich beide Elemente in wässeriger Fuchsinlösung; die Wimpern stärker als die Basalkörper in Eosin.

Fig. G.



Basalkörperchenschema (nach FRENZEL).

Zu meinen eigenen Beobachtungen übergehend möchte ich vorausschicken, daß zur Darstellung der Basalkörperchen und überhaupt intracellulären Cilienfortsätzen vor allem E. H. und Goldchlorid diente, daneben die Färbung nach WEIGERT — HEIDENHAIN — VAN GIESON, Boraxkarmin und DELAFIELDsches Hämatoxylin. Auch hier zeigte sich ein Gegensatz zwischen den Cilien und dem Zellsaum einerseits, den basalen Strukturen andrerseits. Erstere beide nahmen die Plasmafarben, letztere die Strukturfarben, z. B. Hämatoxylin auf. Mit diesen Färbungen fand ich die Basalkörper an den saumlosen

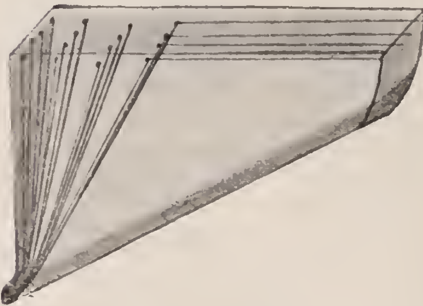
Typhlosoliszellen etwas unterhalb der Zelloberfläche, an den saumtragenden (Fig. 11), den Lebergangszellen (Fig. 8) und den Kiemenzellen (Fig. 7) unterhalb des Saumes demselben anliegen, wie dies für letzteres Objekt schon WALLENGREN (236) gezeigt hatte. Sie erwiesen sich als längsovale Körperchen.

Eine dritte Reihe von Basalkörpern, wie dies SCHNEIDER (201) für die Typhlosoliszelle angibt, konnte nie gefunden werden. Wohl aber umgibt hier eine stark sich färbende Masse die Faserwurzeln etwas unterhalb der eigentlichen Basalkörper (Fig. 11). Am ehesten erscheint dieselbe noch als eine Art Netz, doch ist es recht fraglich, ob wir sie als »Mitochondria« ansprechen dürfen. Mit Bestimmtheit enthält sie keine basalkörperähnlichen Gebilde.

c) **Basalkörperfasern.**

Da ich die Bedeutung und Genese der Basalkörperchen und ihr Vorkommen in nicht flimmernden Zellen an andrer Stelle besprechen will, möchte ich hier nur noch KUPELWIESERS (140), soviel ich weiß, einzig dastehende Beobachtung der von ihm so genannten Basalkörperchenfasern an den Zellen der Corona der *Cyphonautes*-Larve wiedergeben. Ihre Lage erläutert folgendes, obiger Arbeit entnommene Schema: (Fig. H). Über ihre Bedeutung schreibt KUPELWIESER: »In den Basalkörperfasern, die immer starr und bisweilen sanft gebogen den unverhältnismäßig langgestreckten toten Raum durchziehen, sehe ich ein elastisches Gerüstwerk, das die Zelle in ihrer langgestreckten Form erhalten soll. Und diese Form ist äußerst wichtig. Denn nur dadurch kann der in dieser Richtung erfolgende Wimperschlag von den anschließenden Sinneszellen ferngehalten werden, die sonst durch ihn beeinträchtigt würden. Das Material dieser Fasern, oder besser Leistchen, erinnert so frappant an das der Basalkörper, daß man einen genetischen Zusammenhang zwischen beiden vermuten möchte; vielleicht stellen sie sekundär miteinander ver-

Fig. H.



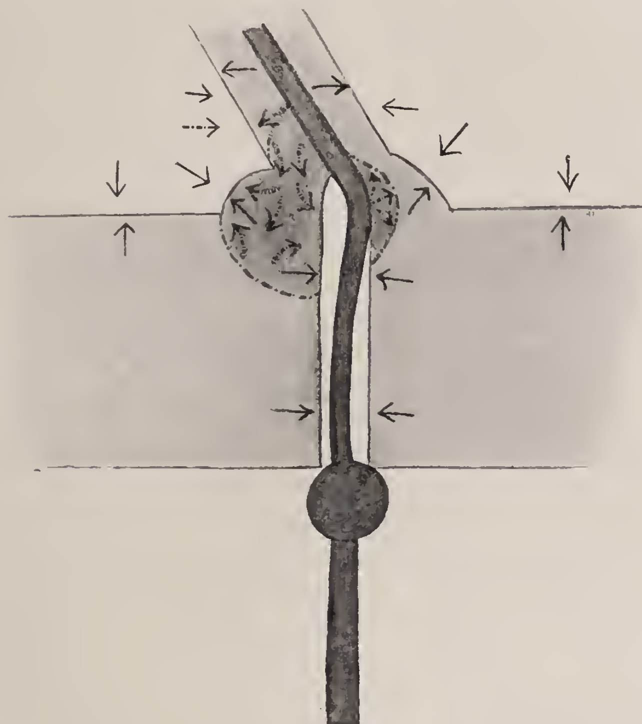
Wimperzelle des Velums von *Cyphonautes* (Larve). Schema. Die Cilien sind weggelassen. (Nach KUPELWIESER.)

schmolzene Basalkörper dar, nach Art der häufig vorkommenden Plättchen und Leistchen, denen nur der Cilienbesatz verloren gegangen ist«.

d) **Zwischenstücke.**

Hat die Zelle keinen eigentlichen Zellsaum, so ist die Verbindung: Cilie — Basalkörperchen eine direkte, im andern Fall ziehen

Fig. J.



Schema der Cilienbewegung in der *Anodonta*-Typhlosoliszelle.

↑ Die in Ruhe wirkenden Druckkräfte.

⇡ Die während der Linksbewegung wirkenden Druckkräfte.

—·— Ungefährer Übergang des oberen Basalkörperchens in das umgebende Plasma.

von den Basalkörpern zu den Cilien, wie schon ENGELMANN (48) entdeckte, sogen. Zwischenstücke. Er fand, daß sie erheblich schwächer lichtbrechend sind als die Wimpersubstanz und sagt weiterhin: (l. c. S. 517) »Bei genauer Profileinstellung kann ... die Wimperschicht von einer Schicht der Fußstücke durch einen hellen Saum getrennt erscheinen, welcher nur sehr zarte, in der Fortsetzung der

Cilien gelegene Streifen erkennen läßt. Die Zwischenglieder scheinen einfachbrechend zu sein .... Jedenfalls sind sie sehr viel weicher, zerstörbarer als einerseits die Wimpern, andrerseits die Fußstücke«. Er gibt weiterhin an, daß hier die Wimpern am leichtesten durchbrechen. Wohl alle Forscher mit einziger Ausnahme Apathys (5) und Metalnikoffs (162) haben sich der Auffassung angeschlossen, daß eine solche Verbindung zwischen Wimpern und Basalkörpern bestehe, und da Apathys Darstellung an andrer Stelle besprochen werden soll, will ich hier gleich meine eigenen Beobachtungen schildern. Am lebenden Objekt konnte ein feines, von Basalkörperchen nach oben ziehendes Fädchen nur durch Pressung dargestellt werden, wobei der Zellsaum und die Cilien zusammen in eine einzige Quellkuppe zusammenflossen (Fig. C). Anders am fixierten und gefärbten Material. Schon eine mittelmäßige, mit den oben angegebenen Methoden unternommene Färbung zeigte an, daß jede Cilie gerade da auf dem Zellsaume endigte, wo darunter ein Basalkörperchen sich befand. Besser gelungene Färbungen zeigten aber mit vollständiger Sicherheit die Kontinuität: Cilie — Zwischenglied — Basalkörperchen, am schwersten noch bei Apathys Goldchloridmethode (Fig. 1), da sich hier Cilie und Zellsaum merkwürdig gleichmäßig färben und das Zwischenglied kaum differenziert werden konnte, am besten dagegen bei 1 μ dicken formolfixierten E. H.-Schnitten (Fig. 17). Bei dieser Dünne ist nur eine einzige Reihe Basalkörper getroffen, Trugbilder sind also ausgeschlossen, und die Schärfe des Bildes ist so groß, daß sie 2250-fache Vergrößerung zuläßt. Den feineren Bau der Verbindung zeigen die Abbildungen 1 und 11. Hier sieht man von jedem Körper einen Faden kaum von der Dicke, doch der Färbbarkeit des später zu besprechenden Basalfadens ausgehen. Von letzterem unterscheidet er sich nur dadurch, daß er sich nicht so scharf vom Plasma abhebt, sondern daß eine gegen ihn an Färbbarkeit etwas zunehmende Schicht des Zellsaumes ihn umgibt. Diese Schicht ist nicht etwa eine durch Streuung des starken Oculars hervorgerufene Täuschung, sondern ein vom eigentlichen Faden gesondertes Gebilde. Der Faden zieht je zu einer ihn an Dicke mindestens um das Doppelte übertreffenden Cilie, um dort plötzlich unsichtbar zu werden. Genau an dieser Stelle des Zusammentreffens des äußersten Zellhäutchens, der Cilie und des Zwischenstücks erweitert sich die das Fädchen umgebende stärker färbbare Schicht zu einem größeren Kügelchen. Dieses schon im Leben an der Basis

jeder Cilie sichtbare Gebilde ist kein festes Körperchen, sondern bildet nur, wie schon der allmähliche Übergang in den Zellsaum zeigt, eine Verdickung desselben (Fig. J). Es handelt sich hier also nicht um eine zweite Basalkörperreihe. Bewiesen wird dies weiterhin noch dadurch, daß bei Verflüssigung des Zellsaumes durch Druck dieses Gebilde verschwindet. Die Festigkeit des Zwischenstücks ist, wie schon ENGELMANN erkannte, sehr gering. Ich fand bei unvorsichtiger Präparation die Cilien stets über dem Basalkörperchen herausgerissen, desgleichen riß eine mangelhafte Stelle des Messers immer über ihm den Wimperapparat durch. An Deutlichkeit gewann die Verbindung Cilie — Basalkörperchen noch in den Fällen, in denen entweder eine einzelne Cilie seitlich aus dem Verbande mit ihren Verbindungen herausgerissen oder eine einzelne Zelle durch Druck kuppenförmig aufgetrieben war — dies geschah entweder künstlich oder durch Druck mit dem Deckglas oder natürlich dadurch, daß zwei Mitosen eine ruhende Zelle einschlossen, oder daß die ganze Zellreihe eine fächerförmige Anordnung hatte, so daß die oberen Teile derselben erweitert und somit die Basalkörper auseinander gerückt waren (Fig. 17).

e) Faserwurzeln.

Eine weitere, zahlreichen Flimmerzellen eigene Struktur ist die der sogenannten Faserwurzeln. Wir können sie vielleicht definieren als von der Zelloberfläche nach dem Zellinnern ziehende, feste, meist faserige Gebilde. Da ich ihnen mein Hauptaugenmerk widmen möchte, so sei hier zur Übersicht eine Tabelle vorausgeschickt, die die von mir in der Literatur gefundenen Berichte über ihr Vorkommen in echten Flimmerzellen zusammenfaßt. Ich möchte aber vorerst hier noch Sonderfälle, wie den sogen. Centralgeißelapparat, ferner die Geißelzellen und Schwärmsporen, bei denen eine Verbindung des Fadens mit dem Kern vorhanden ist, weglassen.

Aus der großen Anzahl von Werken, in denen die Struktur der Faserwurzeln besprochen ist, möchte ich nur besonders deutliche Schilderungen auswählen, um die verschiedenen Ansichten, beginnend von den Faserwurzeln im engeren Sinne bis zu den bandförmigen Differenzierungen an der Hand der Literatur fortschreitend zu schildern. Über die Natur dieser Fasern sagt ENGELMANN (47), daß sie doppelbrechend wie positiv einachsige Elemente sind, deren optische Achse mit ihrer Längsachse zusammenfällt, wobei die Doppelbrechung in der Regel schwächer als die von Muskelfibrillen ist. ENGELMANN

Tabelle I.

Vorkommen von Faserwurzeln.

1. Protozoen.

a) Amöben.

Mastigella vitrea .	Vorderende	Geißel mit einer Wurzel	GOLDSCHMIDT (73)

b) Infusorien.

Stentor	Membranellen	Basallamelle ohne Basalkörper	SCHUBERG (203)
»	»	Basallamelle mit Basalkörpern. Endfaden und Basalfibrille	MAIER (156)
Stylonychia . . .	»Wimperbündel«	je eine Fibrille	ENGELMANN (48)
Stylonychia mytilus	Cirre	—	MAUPAS (158)
» »	»	—	SCHUBERG (203)
Stylonychia histrio	»	Basalkörperchenplatte. Eine einzige Faserwurzel	MAIER (156)
» »	Membranelle	Basalsaum mit Basalfaser	» (156)
Condylostoma . .	»	Basalkörper, Basalwulst, Endfaden	BOVARD (20)
Urostyla grandis	Cirren	—	SCHUBERG (203)
Euplotes	»	—	MAUPAS (158)
Ophryoscolex caudatus	(Infusor.)	—	GÜNTHER

Metazoen.

2. Coelenteraten.

a) Ctenophoren.

Beroë	Polsterzelle	—	SAMASSA (zit. n. SCHNEIDER 202)

3. Würmer.

a) Turbellarien.

Planocera folium .	Deckzelle	Faserwurzeln, die sich nicht vereinigen	SCHNEIDER K. C. (202)

b) Anneliden.

Polygordius lacteus Larve	a) Prototroch.	Faserige Wurzeln	WOLTEREK (241)
Polygordius lacteus Larve	b) Metatroch.	Leistenförmige Wurzeln	» »
Polydora ciliata .	Hypodermis	—	JACOBI (120)
	Pharynxfalte	—	» »
	Oesophagus	—	» »
» *quadrilobata* .	Vorderdarm-epithel	—	» »
» *ciliata* .	Tentakel	—	» »
Aricia foetida . .	Kiemen	Basalkörper und quergestreifte Faserwurzeln	GAULE (67)
Lagis koreni . .	Oesophagus	Faserige Wurzeln	BRASIL (22)
» » . .	Mitteldarm	Form a) konvergierende Fasern	» »
		Form b) divergierende Fasern	» »
		Form c) parallele Fasern	» »
Sipunculus . . .	Urnen	Wurzeln mit Endfaden	METALNIKOFF (162)
» . . .	»	Faserwurzeln mit Endfaden	SELENSKY (207)
Lumbricus . . .	Darm	Faserwurzeln	JOSEPH (124)
Enchytraeus . . .	Mitteldarm	Parallele Fasern	» »
Sigalion	Seitl. Flimmerpolster d. Haut	Faserwurzeln	» »
»	(Sichelförmig. Forts.)	» mit Endfaden	» »

c) Enteropneusten.

Ptychodera clavigera	—	Faserwurzeln	SCHNEIDER K. C. (202)

d) Tunicaten.

Zusammengesetzte Ascidie . . .	—	Faserwurzeln	MAURICE 1888. (z. n. PLENGE 178)

4. Mollusken.

a) Amphineuren.

Chaetoderma nitidulum	Mundschild	Faserige Wimperwurzeln	HOLMGREN N. (116)

b) Lamellibranchier.

Najaden	Mundlappen		Thiele (225)
Muschel	Kiemen		Valentin (226)
»	Darm		Stuart (219)
Cyclas cornea . .	breite kurze Darmzellen	Fasern ohne Endfaden	Engelmann (48)
» » . .	Kiemeneck-zellen	» mit Endfaden	» »
» » . .	Mundfühler	» » »	» »
» » . .	»	» » »	Marchi (157)
Anodonta	Kiemen	» » »	Eimer (42)
Anodonta cygnea .	Darmkanal	—	Marchi (157)
» » .	Mundfühler	—	» »
Anodonta	Typhlosolis	Faserwurzeln m. Endfaden	Engelmann (48)
»	»	» » »	Heidenhain (92)
»	»	» » »	Ellermann (44)
»	»	» » »	Apathy (5)
»	»	Faserwurzeln	Nussbaum (172)
»	»	Faserwurzeln, Endfaden-splittert auf	Schneider (201)
»	Kiemen	Faserwurzeln	Engelmann (48)
»	»	»	Wallengren (236)
Anodonta anatina	»	»	Janssens (248)
Unio	Darm	—	Eberth (39)
»	Typhlosolis	Faserwurzeln mit Endfaden	Apathy (5)
Unio margaritifer	Kiemen	Faserwurzeln	Janssens (248)
Pecten jacobaeus .	—	»	Hensen (104)
» *opercularis*	Kiemenseite des Mantels	»	Patten (173)
» *maximus* .	Kiemen	»	Janssens (248)

c) Gastropoden.

Helix	Lebergänge	Faserwurzeln m. Endfaden	Holmgren (113)
»	»	» » »	Benda (15)
»	»	» » »	Ellermann (44)
» *hortensis* .	»	» » »	Heidenhain (92)

d) Cephalopoden.

Verania sicula . .	Crista statica Köllikers Gang	—	Hamlyn-Harris (85)
Sepia officinalis .	Ureterepithel Wimper-trichter-epithel	Faserwurzeln?	Grobben (75)
Eoliniden . . .	Larven. Velum	—	Stuart (220)

5. Arthropoden.

a) Insekten. Dipteren.

Chironomus-Larve	Chilusventrikel	—	VIGNON (230)

6. Wirbeltiere.

a) Acranier.

Amphioxus . .	Leber. Eingeißelige Zelle	—	K. C. SCHNEIDER (202)

b) Pisces.

Lachs	Riechgruben	Faserwurzeln?	FÜRST (67)

c) Amphibien.

Axolotl	Kiemen	—	EIMER (42)
Salamandra mac.	—	Faserwurzeln, die sich nicht vereinigen	K. C. SCHNEIDER (202)
Frosch	Nasenschleimhaut	Faserwurzeln?	ENGELMANN (48)
Rana fullonica . .	Ependym u. Plexus chorioid. ventr. IV.	Faserwurzeln mit Endfaden	STUDNICKA (224)

d) Säugetiere.

Kaninchen . .	Luftröhrenschleimhaut		Faserwurzeln ohne Endfaden (?)	ENGELMANN (48)
Homo	Ependym. Fossa rhomboidea	Flimmerzellen	Faserwurzeln m. Endfaden	STUDNICKA (224)
»	Gallenblase	—	—	FRIEDREICH (63, 64)
»	Nasenschleim	Flimmerzellen katarrhalisch	—	VALENTIN (226)
Homo Embryo .	Ependym. Plexus chorioideus IV.	Flimmerzellen	—	STUDNICKA (224)
Homo erste Lebensalter .	Ependym d. Gehirnventrikel	Flimmerzellen	—	FRIEDREICH (63, 64)
»	Leber pathologisch	pathologisch Flimmercyste	—	EBERTH (41)
»	Hirn pathologisch	»	—	» (40)

fährt fort (l. c. S. 523—524): »Zwar scheint in allen Fällen eiweißartige Substanz den Hauptbestandteil zu bilden. Aber in einem Falle (schleimreiche Zylinderzellen des Muscheldarms) sind die Fasern fast hornartig, in verdünnter Salz- und Essigsäure nur langsam veränderlich, selbst gegen verdünnte Alkalien ziemlich resistent, in andern Fällen (Seitenzellen der Muschelkiemen, Flimmerzellen der Wirbeltiere) von einer Vergänglichkeit und Löslichkeit, welche der nackter Achsenzylinderfibrillen zum wenigsten gleichkommt. Auch gegen Farbstoffe verhalten sie sich sehr ungleich«.

Was den Verlauf der Wurzeln anbelangt, so ist es ein alter Streit, ob sie sich direkt in die Cilien fortsetzen. ENGELMANN sagt darüber (l. c. S. 524—525): »Jede Wurzel setzt sich direkt an ein Fußstück an und endigt nicht etwa zwischen je zwei Fußstücken. Der Zusammenhang zwischen beiden ist in der Regel fester als einer bloßen Aneinanderlagerung entspricht, löst sich aber unter Einfluß macerierender Flüssigkeiten ziemlich leicht, wenn schon nicht so leicht wie der zwischen den Fußstücken und den Cilien«. Die meisten Forscher nach ENGELMANN nahmen eine Kontinuität der Gebilde an — die schönste Abbildung hiervon hat wohl HEIDENHAIN (92) von der Lebergangzelle bei *Helix* gegeben —, in neuester Zeit hat aber GURWITSCH (78) (S. 222 und Fig. 27 und 28) und (80) (S. 72 und Fig. 36) eine andre Ansicht geäußert. Querschnitte in der Höhe der Basalkörper ergaben eine Zahl von 200—300, solche durch die Wurzelfasern für diese die Zahl 30—40. »Ein ähnliches Mißverhältnis«, sagt er, »in der Anzahl beider Gebilde ergibt übrigens auch die Betrachtung sehr feiner senkrechter Schnitte durch die Zellen, wenn man dieselben von ihrer breiten Seite betrachtet«, wenn also der Schnitt nicht quer zum Darmverlauf, sondern längs desselben geführt ist.

Die eigenen Beobachtungen nötigen mich, mich der ENGELMANNschen Auffassung anzuschließen. Schon an gewöhnlichen Schnittpräparaten war die Verbindung Faserwurzel — Basalkörperchen zu erkennen, und zwar sogar besser als die letzterer mit den Cilien. Dies war an allen drei untersuchten Objekten der Fall (Fig. 1, 2, 3, 7, 8, 13, 17, 18). War eine Zelle etwas an ihrer Oberfläche emporgewölbt, so daß die Basalkörperchen mehr auseinandertraten, so konnte dies noch deutlicher wahrgenommen werden (Fig. 17). Künstlich ließ sich das gleiche durch Pressung und dadurch erfolgte Quellung der Zelle erreichen. War ferner bei der Präparation eine Cilie etwas von den übrigen getrennt, oder wurden aus irgend wel-

chem Grund die Wimperwurzeln aus der Zelle gehoben, immer saßen Basalkörperchen ihnen direkt auf und, so häufig eine Ablösung der Cilien von letzteren gesehen wurde, nie konnte eine solche der Faserwurzeln von den Fußstücken beobachtet werden. Die untrüglichsten Bilder bekam ich bei 1 μ dicken Schnitten (Fig. 17), bei denen nur eine einzige Reihe von Faserwuzeln bzw. Basalkörpern getroffen wurde, und bei gewöhnlichen 5 μ dicken, wobei letztere mit Goldchlorid gefärbt wurden, die die Schmalseite der Zelle zeigten. Das gleiche gab sich auch auf solchen Schnitten kund, die die Breitseite erkennen ließen (Fig. 12). Endlich wurde auf verschiedenen Querschnitten, die einmal ein wenig höher, dann ein wenig tiefer die Zelle durchsetzten, an den Stellen, an denen punktförmige Querschnitte als Ausdruck der Cilien, Basalkörper oder Faserwurzeln nahezu die ganze Zelle einnahmen, eine Anzahl von Querschnittspünktchen gezählt, die sich stets zwischen den Zahlen 24 und 28 hielt, was im Gegensatz zu GURWITSCHS so verschiedenartigen Zahlen steht. Es wäre diese Nachprüfung wohl überflüsssig gewesen, wenn es nicht gerade das gleiche Objekt gewesen wäre, an dem Forscher wie GURWITSCH und — wovon später die Rede sein soll — APATHY zu so ganz abweichenden Befunden gekommen sind, denn schon der Umstand, daß bei reduzierter Zahl, z. B. bei Geißelzellen, die Zahl der Faserwurzeln entsprechend reduziert und dort die Verbindung mit den Cilien aufs schönste sichtbar ist, zeigt uns, daß beides ineinander übergehende Gebilde sind.

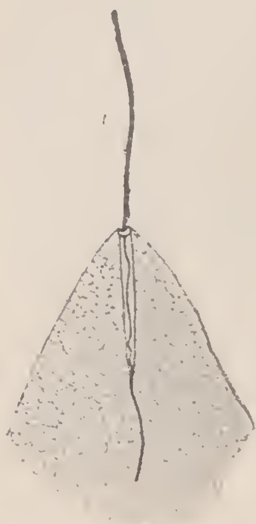
Darüber, daß die Fäden glatte Fasern sind — APATHY (5) sagt, sie erscheinen, »wie mit einer Feder gezogen« —, sind die meisten Forscher einig, nur GAULE (69) sieht sie quergestreift und BENDA (15) aus Mitochondrien zusammengesetzt. Letztere Auffassung mag sich wohl auf mit BENDAS Fixierung behandelte Objekte beziehen, und ich kann nur auf Grund eigener Beobachtung sagen, daß die stark macerierende Tätigkeit dieser, für solche Zwecke wenigstens, vollkommen ungeeigneten Fixierung tatsächlich die unglaublichsten Trugbilder hervorrufen kann.

Die große Härte der Fasern zeigte sich mir im Leben dadurch, daß sie bisweilen, aus der Zelle einzeln herausgerissen, das Aussehen starrer Bürstenfäden hatten, nie durchrissen, bei vollständiger kugeliger Quellung der Zellen, die durch Wärmeeinwirkung erreicht wurde, doch noch stets ihre geschlossene Form als formgebende Substanzen im Sinne KOLTZOFFS (135 und 136) beibehielten und vom Messer im fixierten Zustand bisweilen aus dem umgebenden weiche-

ren Plasma herausgerissen wurden. Auch ihre starke Färbbarkeit mit E. H. und Goldchlorid spricht für ihre feste Beschaffenheit.

Wechselnd sind die Formen der Faserwurzeln. Der einfachste Fall dürfte wohl sein, daß vom Basalkörperchen aus bzw. vom Ansatz der Cilie, ein feines, bisweilen ein wenig gewundenes Fädchen in das Cytoplasma hineinzieht, um sich dort bald zu verlieren. Ein Beispiel dieser Art konnte ich an den langen, der Krystallstabansatzstelle nahen Typhlosoliszellen beobachten.

Fig. K.



Vorderende mit Geißelwurzel von *Mastigella vitrea*. Vergr. 1270 ×. (Nach GOLDSCHMIDT).

Die einzige genauere Beschreibung eines solchen Gebildes hat GOLDSCHMIDT (73) von der Geißel von *Mastigella vitrea* gegeben, wenngleich es schwer zu sagen ist, ob sich gerade genau die gleichen Verhältnisse auch an Metazoen finden. Da es sich aber hier nicht um prinzipielle Unterschiede handeln kann, wie GOLDSCHMIDT l. c. selbst schon angenommen und, gerade gestützt auf diese Strukturen, seine Ansicht über die Bedeutung der Faserwurzeln sich entwickelte, so gebe ich hier seine auf Grund der in Fig. L l. c. und Fig. 32 (= ego, Fig. K) abgebildeten Präparate getane Äußerung wieder (S. 105 und 106): »Das an der Geißelbasis liegende Körnchen erweist sich als ein Ring, der eine feine Röhre abschließt, die im Ectoplasma nach hinten zieht, sich allmählich verjüngt und, wenigstens in dem abgebildeten Falle, in einen kräftigen gebogenen Faden ausläuft, der scharf abgeschnitten an der vorderen Grenze des Ectoplasmas endet. Die Röhre selbst aber wird durchsetzt von einem äußerst zarten, in Windungen gelegten Faden, der den abschließenden Ring durchsetzend in die Geißel übergeht. Hinten geht der Faden in den gemeinsamen Strang über. Daß er sich hier aber bis zum Ende des ganzen Gebildes fortsetzt, erkennt man an Präparaten, in denen die Röhre vorn kollabiert, also fadenförmig ist, hinten dagegen offen ist und so den »Achsenfaden« zeigt, wie es in Fig. L der Fall ist. Man erkennt weiterhin deutlich, daß der Achsenfaden viel dünner ist als die Geißel, wenn es sich auch wohl kaum in Zahlen wird ausdrücken lassen ..... In Wirk-

lichkeit endet der Apparat stets unvermittelt an einem Entoplasmazapfen«.

Sehen wir vorläufig noch von den sogenannten Centralgeißelzellen ab, so liegt es nahe, hier die eingeißeligen Zellen mit basalen Fortsätzen einzureihen. Aber auch bei ihnen ist es vielleicht fraglich, ob es echte Flimmerzellen sind. Zu solchen wohl zu rechnen sind verschiedene eingeißelige Zellen der *Cyphonautes*-Larve, mit denen uns KUPELWIESER vertraut gemacht (140); nach LANGERHANS (142) ferner folgende *Amphioxus*-Zellen, bei denen er teilweise sogar Flimmerung im Leben beobachten konnte: 1) Flimmerzellen der Mundcirren, 2) die der Mundhöhle, 3) die Velumepithelzellen, 4) die des Kiemenepithels, 5) des Peritonealepithels, 6) des hinteren Abschnittes der respiratorischen Bauchhöhle, 7) die Cylinderzellen der Riechgrube. Mutatis mutandis kann man vielleicht auch die Trypanosomen hierher rechnen, wo ja auch die Ansatzstelle der Geißel tief im Cytoplasma sich befindet und die *Herpetomonas*-Formen, wie sie uns z. B. LÉGER (146) an *Herpetomonas Crithidia* kennen gelehrt hat. Eine eigene Spezialisierung dieser Eingeißelzellen ist die: Von der Geißel aus erstreckt sich ein mit dem Kern in irgend welchen Zusammenhang tretender Faden. Im allereinfachsten Fall ist ein solcher Faden nicht einmal zu einer Verbindung zwischen Geißel und Kern notwendig, ich meine den, in dem es sich um geißeltragende Bakterien handelt, wie solche z. B. PROWAZEK (188) aus dem Darm des Blutegels beschreibt. Faßt man nämlich diese Spirillen als Organismen mit zerstreutem Kern auf, so ist der Zusammenhang ohne weiteres gegeben. Solche Zusammenhänge von Geißeln bzw. Cilien haben nach HEIDENHAIN (97) (Fig. 104), auch BÜTSCHLI an *Bacterium lineola* und CALKINS an *Tetramitus* aufgefunden.

Eine durch einen Faden hergestellte Verbindung von Geißel und Kern findet sich häufig bei Protozoen, selten bei Metazoen. Nachdem schon die Beobachtung CIENKOWSKIS (31) an *Ciliophrys infusionum*-Schwärmsporen darauf hinwies, hat sich in der eingehendsten Weise PLENGE (178) mit diesen Verhältnissen an Mycetozoenschwärmern und Flagellaten beschäftigt, dem auf dem Gebiete der Protozoen und Protophyten zahlreiche weitere Forscher gefolgt sind. Ich nenne hier nur: PROWAZEK (185) (an *Entosiphon sulcatum*), MAIER (156) (an *Chlamydomonas*), KEYSSELITZ (128) (an *Herpetomonas*, *Trypanoplasma*, *Calonympha grassi*, *Bodo lacertae*, *Chilomonas paramaecium*, *Trichomonas lacertae*, *Entosiphon sulcatum*, *Polytoma Uvella*, (*Chlamydomonas pulvisculus*, *Monas*-Arten, der marinen *Bicosoeca*

Chloropeltis ovum, *Trachelomonas*-Arten, *Devescovina striata* und *Joenia annectens*), ferner MOROFF (170) bei *Aggregata*-Arten, JAHN (121) am Myxomyceten *Stenomitis flaccida*, DOBELL (34 und 36) an *Trichomastix* und AWARINZEW (8) an *Chilomonas*. Die verschiedenen Arten solcher Gebilde teilt PROWAZEK wie folgt ein:

1a. »Die Geißel ist kernendogenen Ursprungs ..... Gelegentlich konnte noch eine Art von ‚Verbindungsstück', das die scheinbare Geißelbasis mit dem Innenkörper« — der Kern ist häufig in einen äußeren, homogenen Teil, der auch als Kappe aufsitzen kann, und einen inneren differenziert — »verbindet, konstatiert werden.« Typus *Mastigamoeba*.

b) Zwei Geißeln entspringen vom Kern aus und hängen durch einen Faden mit dem Innenkörper desselben zusammen: Typus *Cercomonas longicauda*.

2) »Die Geißel hängt durch ein Zwischenglied, das wir Zygoplast nennen wollen, mit dem Kern zusammen«. Typus *Monas guttula*.

Varietät: »Der Zygoplast besitzt die Form eines sehr hohen, schmalen Stengelglases und besteht anscheinend aus einem dunkleren, homogenen Plasma und wird durch den Rhizoplast einer basalkornführenden Geißel durchbohrt«. Typus *Monas vivipara* und *Bicosocca*; (letztere besitzt einen bisquitförmigen Zygoplasten).

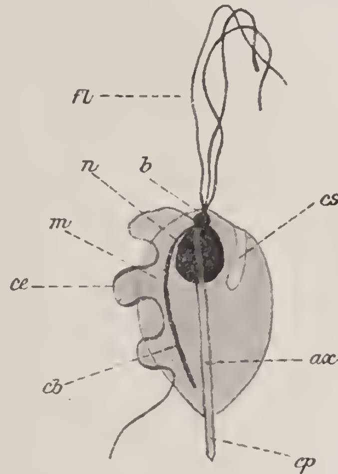
Beide Geißeln entspringen von einer gemeinsamen basalkornartigen (Diplosoma?) Verdickung, die terminal einem anscheinend strukturlosen homogenen, phiolenartigen Gebilde ansitzt. Die Geißel ist vom Kern unabhängig«. Typus *Bodo*. Diese Form mit dem »Geißelsäckchen« kommt schon *Trypanosoma* und *Herpetomonas* nahe.

Zu diesen von PROWAZEK zusammengestellten Formen möchte ich noch eine vierte hinzugesellen, die aus der Beschreibung DOBELLS (34 und 36) von *Trichomastix* ersichtlich ist. Vier Geißeln stehen hier mit dem ihnen nahegerückten Kern in Verbindung, von dem aus ein langer Faden nach der entgegengesetzten spitzzulaufenden Seite der Zelle zieht. Ähnlich gebaut ist nach DOBELL (36) *Trichonomas* (Fig. L). Die Verbindungsfäden mit dem Kern sind bald dünn, bald dick, bald sanft geschwungen, bald steif und starr, ja ein Autor, AWARINZEW (8), gibt sogar an, daß ihm der *Chilomonas*-Rhizoplast körnig oder quergestreift vorgekommen sei.

Die geschilderten Geißel-Kernverbindungen bezogen sich, wie man sah, alle auf Protisten, bei Metazoen sind sie noch selten be-

obachtet worden. Häufig, ja man darf vielleicht sogar sagen, allgemein, findet sich diese Vorrichtung bei den Spongien. So berichtet uns MAAS (153) von den Ectodermzellen einer freischwimmenden Süßwasserschwammlarve, daß die sehr feine Geißel jeder Zelle an ihrem Ursprung sehr stark anschwillt »und noch innerhalb der Ectodermzelle als ein Strang hyalinen Plasmas bis gegen den Kern hin verfolgt werden kann«. Bei verschiedenen Spongienkragengeißelzellen hat ähnliches LENDENFELD (150) gesehen, und BIDDER (18) und K. C. SCHNEIDER (201) beschreiben uns eine solche Verbindung bei den Kragengeißelzellen von *Sycon raphanus*, VOSMAER und PEKELHARING (234) und MINCHIN (167) das gleiche an *Halichondria* bzw. an *Leucosolenia*. Endlich hat dies MAAS (154) in den Gastralzellen von *Sycandra setosa* gefunden.

Fig. L.



Trichomonas batrachorum. (Nach DOBELL 1909.)
n = Kern.
b = Blepharoplast.
fl = Geißeln.
ax = Axostyl.
cp = Seine caudale Fortsetzung.
m = Undulierende Membran.
ce = Chromatischer Rand derselben.
cb = Ihre chromatische Basis.
cs = Cytostom.

Über ein weiteres Vorkommen von solchen Rhizoplasten bei Wirbellosen konnte ich nichts ausfindig machen, dagegen gibt es einen einzigen Fall dieser Art bei Wirbeltieren. GOLDSCHMIDT (70) hat ihn bei *Amphioxides* aufgefunden.

Zu den typischen, mit dem Kern nicht verbundenen Faserwurzeln übergehend, möchte ich jetzt den Fall der Vereinigung mehrerer solcher Wurzeln in einem kegelförmigen Gebilde erwähnen. Es ist dies eine sehr häufige, am besten wohl von HEIDENHAIN (92) an den *Helix*-Lebergangzellen dargestellte Erscheinung. Aus diesem Faserkegel entsteht, wenn die einzelnen Fibrillen zu einem einheitlichen Faden zusammenlaufen, der, meist geschlängelt, am Kern vorbei gegen das untere Ende der Zelle zieht, eine Form, die schon ENGELMANN (48) an der Typhlosolis von *Anodonta* beschrieb. Er und APATHY (5) konnten mit Sicherheit feststellen, daß dieser Endfaden in keine Beziehung zum Kern tritt, doch konnte ihn keiner von beiden bis zum untersten Teil der Zelle verfolgen. Immer hörte er

noch im Cytoplasma auf, nach APATHYS (5) Angabe sogar ohne sich zu verjüngen.

Die Beobachtung HEIDENHAINS vom Zusammenrücken der Fasern in den Lebergängen von *Helix hortensis* kann ich an denen von *Helix pomatia* bestätigen (Fig. 8). Hierher sind vielleicht auch die an den *Anodonta*-Kiemen gesehenen Fasern (Fig. 7) zu rechnen. Den mit Endfaden versehenen Typus zeigte die *Anodonta* Typhlosolis in ihren schmalen Zellen besonders schön (Fig. 1, 3). Seltener konnte ich den Endfaden an den breiten Zellen, deren Wurzeln dünner sind als die der schmalen, zur Darstellung bringen (Fig. 2).

Schwierig erscheint auch die Feststellung, ob der Endfaden sich verjüngt oder nicht. War er bei einem Schrägschnitt etwas herausgerissen, so erschien er gleich dick. In der Zelle färbte er sich aber sehr ungleich, und nur eine ganz bestimmte Farbennüance bei der E. H.-Färbung ließ ihn aufs deutlichste in seiner ganzen Länge hervortreten, während er bei nicht ganz tadelloser Färbung wesentlich höher aufzuhören schien. Mit Goldchlorid ließ er sich in den allermeisten Fällen als ein scharf umschriebener, gewundener Faden darstellen, der fast bis ans Ende der Zelle zog. Ob sein Durchmesser oder nur seine Fähigkeit, Farbstoffe aufzunehmen, gegen sein Ende abnimmt, wage ich nicht zu entscheiden, möchte mich aber eher zu letzterer Annahme hinneigen. Jedenfalls aber endigt er frei im Plasma und tritt nicht aus der Zelle unten aus. Ich habe tausende von Zellen durchgesehen, besonders solche, die mit Goldchlorid gefärbt waren, um zu sehen, ob nicht durch den die Zellen unten stützenden Saum Fädchen, die etwa als mit dem Entfaden zusammengehörig gedeutet werden könnten, treten, stets aber mit negativem Erfolg. Ich betone dies hier ausdrücklich, da daraufhin im späteren verwiesen werden soll.

Der Vollständigkeit halber sei erwähnt, daß K. C. SCHNEIDER (201) eine Aufsplitterung der Faserwurzeln nach der Zellbasis zu gesehen haben will.

Wir haben uns bisher nur mit faserigen Gebilden, den Faserwurzeln im engeren Sinn beschäftigt; es gibt aber auch von den Cilien in das Plasma ziehende Bänder. Solche »Basalwulst« genannte Gebilde sind nur Protozoen eigen. SCHUBERG (203) hat ihn an der adoralen Wimperspirale von *Stentor*, desgleichen N. MAIER (156) dargestellt, MAUPAS (158), SCHUBERG (204) und MAIER (156) fanden ihn an den Cirren von *Stylonychia*, MAIER (156) an den Membranellen von *Stylonychia* und BOVARD (20) an den Membra-

nellen von *Condylostoma*. Man sieht, daß Basallamellen nur da vorkommen, wo ein Komplex von Cilien eng zu einem einheitlich wirkenden Gebilde verbunden ist. MAIER (156) definiert demnach auch den Unterschied zwischen den Faserwurzeln von *Anodonta* und den Gebilden der Infusorien, indem er sagt: »Die Wimperwurzeln kommen je einer Cilie zu, während die Basalfaser der Cirre oder Membranelle je einem ganzen Cilienkomplexe zur Stütze dient«. Man wird demnach kaum fehlgehen, wenn man auch die Basallamelle als aus verschmolzenen Wurzeln bestehend betrachtet und nicht allzuviel Gewicht auf den Unterschied der Färbbarkeit — die Basallamellen färben sich bedeutend schwächer — legt. Wie die eigentlichen Faserwurzeln in einen Endfaden sich vereinigen, so läuft auch die konische Basallamelle zu einem oft nach einer Seite gekrümmten kurzen, dicken, sich stark färbenden Faden aus.

Anhangsweise mögen noch folgende Beobachtungen hier erwähnt werden: Faserwurzeln in nichtflimmernden Zellen glaubt ENGELMANN (48) im Kaninchen-Duodenum gesehen zu haben, doch gibt die Art der Behandlung — MÜLLERsche Lösung mit $^1/_4$ aqua verdünnt, 16 Stunden wirkend — nicht Gewähr dafür, daß es sich hier nicht um durch Schrumpfung enstandene Kunstprodukte handle. Wenn ferner VIGNON (230) im Chylusdarm der *Chironomus*-Larve cilienlose Zellen mit Faserwurzeln auffand, so ist dies wohl so zu deuten: In den übrigen Darmteilen sind die Cilien, die er bekanntlich dort nachgewiesen, noch erhalten, und im Chylusdarm sind sie bereits schon resorbiert; die Faserwurzeln, die ja resistenter sind, sind aber noch nicht eingeschmolzen. Die von POLOWZOW (179) im Pharynxwulst von *Lumbricus* geschilderten Fasern haben mit den Cilien nichts zu tun, sondern dienen durch ihre Kontraktion zur Ausstoßung des in den Zellen angehäuften Schleimes. ELLERMANN (44) hat gezeigt, daß die in den Stäbchenzellen des *Helix*-Darms vorhandenen Gebilde — hierher gehört vielleicht auch eine unbestimmte Angabe PFLÜGERS (176) — keine Fasern sind, sondern durch Längsfaltungen der Zelloberfläche als solche erscheinende Trugbilder, eine Deutung, der ich mich auf Grund eigener Beobachtung am gleichen Objekt anschließen möchte. SOMMER (212) wird in der Literatur die Auffindung von Faserwurzeln in den Stäbchensaumzellen des Darmes von *Macrotoma plumbea* zugeschrieben. Er sagt aber lediglich, daß er in diesen Zellen »eine feine Längsstrichelung« beobachtet habe, »die vielleicht irgend einen Zusammenhang mit den Härchen hat« (Härchen = Stäbchen). Weder diese Angabe noch die

beigegebene Abbildung spricht für echte Faserwurzeln. BRASIL (22) wies Faserwurzeln in Stäbchenzellen des Polychätendarms nach. Es handelt sich aber hier wohl um rückgebildete Flimmerzellen. Ich werde an andrer Stelle seine Beobachtung im Wortlaut referieren. Die Fasern endlich, die HEIDENHAIN (97) in den Stäbchensaumzellen des Froschdarmes auffand, sind nach seiner eigenen Deutung keine streng differenzierten Fasern, sondern nur der Ausdruck eines durch Muskeldruck hervorgerufenen, in bestimmten Leitlinien fadig differenzierten Protoplasmas. Ich glaube also den Satz aufstellen zu dürfen: Echte Faserwurzeln kommen ausschließlich in Flimmerzellen vor.

4. Genese des Flimmerapparates.

A. Flimmerung und Pseudopodien.

a) Entstehung von Flimmerbewegung aus Pseudopodien.

Die große Ähnlichkeit der Flimmer- und Pseudopodienbewegung ist schon älteren Autoren aufgefallen, und frühzeitig konnte auch schon der genetische Zusammenhang beider beobachtet werden. PERTY (174) sah wohl als erster an *Cryptomonas polymorpha* das Entstehen der Flimmerbewegung aus der Pseudopodienbewegung. Es folgten, um nur einige Autoren zu nennen, DE BARY (12), der das gleiche an den Schwärmsporen der Myxomyceten sah, HÄCKEL (82), der es an *Magosphaera planula* verfolgte, STRASBURGER (216), der es an *Vaucheria*-Schwärmsporen beobachtete, R. HERTWIG (106), der es an *Microgromia soc.* und Monothalamien beschrieb, R. HERTWIG und LESSER (108), die uns das gleiche von *Clathrulina elegans* berichten, HENNEGUY (100), der solches an einem nicht näher bestimmten Organismus sah, und viele andere. Alle diese an Protisten gemachten Beobachtungen haben für uns deshalb besondere Wichtigkeit, weil sie, abgesehen davon, daß sie uns die Flimmerbewegung durch Vergleich mit der viel einfacheren Pseudopodienbewegung besser verstehen lehren, uns in manchen Fällen die sehr allmählich vor sich gehende Cilienentstehung dartun, die, wie wir sehen werden, bei Metazoen fast stets ganz plötzlich vor sich geht und sich deshalb bisher fast ganz der näheren Untersuchung entzog. Nach HERTWIG (106) wird bei Schwärmern von *Microgromia socialis* »die Geißel in der Tat jedesmal vollkommen eingezogen und neu gebildet. An der Stelle, an der die Geißel entstehen sollte, bildete sich jedes-

mal kurz zuvor ein amöboider konischer Fortsatz, der sich dann plötzlich in eine Geißel verlängerte. Hierbei gingen Geißel und Fortsatz unmittelbar ineinander über, die erstere präsentierte sich nur als eine besonders feine Spitze desselben«. STRASBURGER (216) erinnerte die Geißelentwicklung bei *Vaucheria*-Schwärmsporen nach seiner Angabe an die Pseudopodienbildung. In jüngeren Stadien sind hier die Cilien kurz und haben an der Spitze eine knopfförmige Anschwellung. Das Knöpfchen wird immer kleiner, je länger die Cilie wird. Interessant ist eine Beobachtung WALLENGRENS (235), nach dem die Rückenborsten von *Uronychia* sich als ganz kleine, lebhaft bewegende Cilien anlegen, die erst starr werden, wenn sie länger geworden sind.

b) Vergehen und Umwandeln der Cilien.

Noch mannigfaltiger als das Entstehen ist das Vergehen oder Umwandeln der Cilien. Besonders bekannt sind da folgende fünf Umwandlungen:

1) Übergang in amöboide Bewegung oder sonstiges Einschmelzen der Cilie in das Körperplasma.

2) Abwerfen der Cilien.

3) Rückbildung in gestrichelten Cuticularsaum.

4) Cnidocilbildung.

5) Übergang in eine undulierende Membran.

Der am häufigsten beobachtete Fall ist der erste. Nach CLARK (32) schwillt die Spitze der Geißel von *Codosiga pulcherrima* an, während sie sich verkürzt, um allmählich zu verschwinden. HÄCKEL (83) sah, wie bei längerem Stillstand der Geißelbewegung bei Kalkschwämmen dieselbe in amöboide übergeht, und sah diesen Übergang auch an den Geißeln von *Magosphaera planula*, (82) sich vollziehen. O. SCHMIDT (198) beobachtete die Geißeleinziehung beim Festsetzen der Larven von *Ascetta primordialis* und *A. clathrus* und diese Einziehung konnte auch DALLINGER und DRYSDALE (33) an der Geißel von *Polytoma* konstatieren. STRASBURGER (216) sagt, daß die Cilieneinziehung der *Vaucheria*-Schwärmsporen analog der Cilienbildung vor sich gehe. Erst bildet sich ein Knöpfchen an der Spitze, das an Größe immer mehr zunimmt und schließlich in die Hauptschicht aufgenommen wird. Später trägt er nach (217), daß die Cilien, bevor sie eingezogen werden, still stehenbleiben. Das Einziehen geschieht durch eine Membran hindurch, welche wohl Öffnungen für die Cilien hat. Etwas anders verläuft nach ihm (217)

der Vorgang bei *Haematococcus.* Beim Übergang zur Ruhe werden da die außerhalb der Cellulosehülle befindlichen Cilienteile »desorganisiert«, die innerhalb derselben liegenden in den Körper aufgenommen. Hertwig (106) beobachtete nach seiner Aussage den Vorgang »häufig an den Pseudopodien vieler Monothalamien«, und es sei dieser Fall hierher gestellt, da sich diese Gebilde kaum von echten Cilien trennen lassen. Er schreibt: »Soll ein Pseudopodium, z. B. bei einer Euglyphe, eingezogen werden, so wird es mit einer einmaligen kräftigen Zuckung eingeknickt und fließt dann mit dem Stumpf ins Innere des Körpers zurück. Dieses Einknicken geschieht mit einer Schnelligkeit und Energie, welche den Bewegungen der Geißeln nicht nachsteht. In der Schnelligkeit und Energie sind aber einzig und allein die Unterschiede zwischen der Pseudopodien- und Geißelbewegung zu suchen, da die seitlichen Schwingungen auch bei den ersteren nichts Seltenes sind«. Geißeleinziehungen beschreiben ferner Hertwig und Lesser (108), Schneider (200), Berthold (246), Fisch (51), Seligo (208), Plenge (178) und Rothert (195).

Rothert selbst führt uns in den zweiten Modus, den des Abwerfens über, indem er in seinen Studien über Phycomycetenschwärmsporen weiterfährt: »Nach dem zweiten Schwärmstadium ...., wo die Spore definitiv zur Ruhe gelangt, werden die Cilien als nunmehr überflüssig abgestoßen«. Nach Hieronymus (111) werden bei der vegetativen Vermehrung von *Stephanosphaera* die Geißeln gleichfalls »wahrscheinlich abgeworfen«. Fischer (53) faßt seine an Flagellaten gemachten Beobachtungen also zusammen: »Niemals wurde eine Einziehung der Geißeln in den Körper der Flagellaten beobachtet, immer werden unter ungünstigsten Umständen die Geißeln abgeworfen, teils unverändert, teils auf verschiedenen Stadien der Zersetzung und Verquellung ..... der als Verquellung und Kontraktion erscheinende Vorgang besteht in einer Zusammenrollung der Geißel zu ösen-, ring- und uhrfederartigen Gebilden ..... Nackte Schwärmzellen (Schwärmsporen von Algen) scheinen meistens ihre Cilien einzuziehen, wenn sie zur Ruhe kommen, umhäutete Organismen dagegen abzuwerfen«.

Einen Fall von Cilienabstoßung beobachtete ferner ich selbst an den Ductuli efferentes des Meerschweinchens. Diese tragen, wie wir sehen werden, bei den Säugetieren Cilien. Die zellsaumlosen Zellen hatten alle ihren Cilienbesatz verloren, dieser fand sich aber an mehreren Stellen noch im Lumen der Röhrchen vor. Ich möchte aber auf diese Wahrnehmung nicht allzuviel Gewicht legen, da ich die

Beobachtung an einem einzigen Stück Nebenhoden gemacht habe, in dem vielleicht doch ungünstige Fixierung — ich verwendete Sublimat — 2 Teile Eisessig — ein Kunstprodukt schuf.

Ein Fall, den man wohl auch hierher stellen kann und der die wenigst tiefgreifende Umwandlung einer Cilie darstellt, ist der der Ösenbildung. Rothert (195) sah ihn öfters als Vorstufe der Cilieneinziehung, und Goldschmidt (73) beschreibt ihn uns von der Geißel von *Mastigella vitrea*, wenn sie sich in schlaffem Zustand befand. Daß ähnliche Erscheinungen auch bei Pseudopodien vorkommen, beweist Lauterborns (144) am Rhizopoden *Amphitrema rhenanum* gemachte Beobachtung, nach der sich dessen eines von zwei spitzen dünnen Pseudopodien oft bogenförmig krümmt und »mehr oder weniger umknickt«.

Daß nicht nur eine einzelne Cilie in amöboide Bewegung sich verwandeln kann, beweist eine an andrer Stelle (143) gemachte Bemerkung Lauterborns nach der sich am Flagellat *Thaumatonema* zwar unter Erhaltung der Cilien, aber doch wesentlicher Umformung des durch die Cilien charakterisierten Körpers noch Pseudopodien bilden können.

Wie sind nun diese Befunde theoretisch zu deuten? Vor allem, glaube ich, müssen wir zwei Umbildungen auseinanderhalten: die mit knöpfchenförmiger Anschwellung beginnende von der Ösenbildung. Bei ersterer handelt es sich um eine Verflüssigung der Cilienspitze, bei letzterer nur um eine Umbiegung der in ihrer Eigenform noch erhaltenen Cilienspitze. Erst sekundär kann auch hier, wenn der Ring geschlossen ist, eine Verflüssigung und damit Verschmelzung des Gebildes eintreten. Nach den oben auseinandergesetzten Ansichten über Cilienstrukturen dürfte die Knöpfchenbildung hauptsächlich durch Verflüssigung des den Achsenfaden umgebenden Plasmas entstanden sein, wobei wahrscheinlich der Achsenfaden entweder an der Spitze aufgelöst oder etwas zurückgezogen wurde. Künstlich läßt sich solche Knöpfchenbildung auch durch Kirschgummi- oder Wärmeeinwirkung erzielen. Ich konnte sie des öfteren beobachten. Selbstverständlich erfolgten auch an den Typhlosoliszellen dadurch Verkürzungen. Diese wurden aber streng auseinandergehalten von den später angegebenen, gemessenen, welche sich nur auf Objekte bezogen, bei denen noch keinerlei Ciliendeformation beobachtet wurde. Bezeichnend ist, daß im Leben Knöpfchen-, wie Ösenbildungen stets an schlaffen Geißeln vor sich gehen, daß sie also in Fällen eintreten, in denen der Gelzustand der Geißel allmählich in den Solzustand

übergeht, sei es in dieser Reihenfolge bei der Einziehung oder in umgekehrter bei der Bildung derselben. Die reine Kugelform des Knöpfchens zeigt uns an, daß es des stützenden Achsenfadens entbehrt. Anders möchte ich den Fall der Ösenbildung deuten. Das dabei vollkommen gleiche Aussehen der Cilie deutet darauf hin, daß in ihrer den Achsenfaden umgebenden Hülle keinerlei Veränderungen vor sich gegangen sind. Anders der Achsenfaden. In dem von ROTHERT (195) beschriebenen Fall mag er sich entweder von der Spitze zurückgezogen haben, oder, was das Wahrscheinlichere ist, er mag an der Spitze sich aufzulösen begonnen haben. Es ist mit unsern physikalischen Erwägungen durchaus vereinbar, daß eine so starke Gelbildung, wie sie dem Cilienectoplasma innewohnt, allein fähig ist, ihr ihre längliche Eigenform zu erhalten, wie wir dies ja auch an gewiß keinen scharf differenzierten Achsenfaden besitzenden Pseudopodien sehen. Anders ist es mit der Bewegung. Sie kann nur vor sich gehen, wenn mindestens eine nach innen stets an Festigkeit zunehmende axiale Differenzierung, wie wir sie für pendelnde Pseudopodien fordern, oder, und dies gilt für die Cilien, wenn ein richtiger Achsenstab in ihnen vorhanden ist. Schreitet aber von innen nach außen die Auflösung vorwärts, so haben wir den Fall des unbeweglichen und doch noch spitzigen Cilienendes. Zwar glaube ich hiermit eine Erklärung für die Unbeweglichkeit der Cilienspitze gegeben zu haben, doch schlugen mir alle Versuche, rein physikalisch mir eine Vorstellung der Ösenbildung zu machen, fehl. Ihre erste Anlage entsteht wohl dadurch, daß die Cilienspitze, die anfangs einen Ausschlag nach beiden Seiten hatte, in einem bestimmten Augenblick der inneren Flüssigwerdung den hierdurch in diffuse Komponenten zerteilten Widerstand durch Kontraktion des Ectoplasmas nicht mehr zu überwinden vermag und demnach in dieser Lage bleibt, z. B. wenn sie eben nach rechts geneigt war, nach rechts gekrümmt.

Die Rückbildung der Cilien in einen gestrichelten Cuticularsaum schildert FISCHEL (52) nach einer Beobachtung am flimmernden Cornealepithel der Salamanderlarve. Er sagt, daß man an Stellen, an denen das Flimmerepithel im Schwunde begriffen ist, »sehr oft Zellen findet, welche zwar nicht mehr, wie ursprünglich, die langen, zarten Flimmerhaare, wohl aber einen gleich dichten Besatz kurzer, steifer Härchen tragen, die allem Anschein nach eine Rückbildungsstufe der Cilien darstellen. Auf diese Weise — durch allmähliche Verkürzung der Cilien — bildet sich aller Wahrscheinlichkeit nach der

ganze, außerhalb der Zellen gelegene Teil der Flimmer zurück, während der an der freien Zellseite erhaltenbleibende den (späteren) Cuticularsaum darstellt«. Dieser ist gestrichelt.

Von einer ganz eigentümlichen Umbildung von Flimmerzellen gibt PRENANT (182) Kunde. Sie klingt so merkwürdig, daß ich sie hier übergehen würde, wenn es nicht PRENANT wäre, der sie nach eigenen Studien und nach solchen IWANZOFFS schildert. Die Nesselzellen von *Anemonia sulcata* sollen sich nämlich aus ehemaligen Flimmerzellen entwickeln. Der Vorgang beruht im wesentlichen darin, daß an der Basis der Geißel ein Ring sich befindet, durch den sie in ein basal von diesem gelegenes Säckchen eingezogen werden kann. »Déchargée, celle-ci se retrouve cellule vibratile«.

c) Pseudopodienbildung bei Verbandszellen.

Mit dem Eintreten in den geschlossenen Zellverband der mehrzelligen Tiere hört im allgemeinen die amöboide Bewegung der betreffenden Zellen auf. Aber bevor sich die formgebenden Elemente an den epithelialen Zellen gebildet haben, denn sie habe ich besonders im Auge, sei es in Form von Kittleisten oder mehr oder weniger komplizierter Zellsäume, sind die Zellen doch noch zuweilen amöboider Bewegung fähig. HÄCKEL (81) hat uns eine solche von den Zelloberflächen der Siphonophorenmorula und ebenso (83) der Kalkschwammorula geschildert. In beiden Fällen verwandelt sich die amöboide Bewegung in Geißelbewegung. Auch bei der Festsetzung der Kalkschwämme bekommen die flimmerlosen Entodermzellen Geißelhaare.

Ob bei Zellen mit einer so bestimmt umschriebenen Eigenform, wie dies die Darmepithelien der Metazoen sind, noch amöboide Bewegungen vorkommen können und ob und wie diese der Flimmerbewegung zu vergleichen seien, ist eine noch umstrittene Frage. GURWITSCH sagt darüber (80) (S. 54): »Die älteren Angaben über die amöboide Beweglichkeit der sogen. Cuticularbesätze der Darmepithelien wurden bei Beobachtungen der Nahrungsaufnahme am lebenden Objekt gemacht. METSCHNIKOFF beschrieb pseudopodienartige Fortsätze in den Darmzellen der Cölenteraten, SOMMER bei Hirudineen. Es werden schließlich ähnliche Beobachtungen an Wirbeltieren von THANHOFFER, WIEDERSHEIM, ZAVARYKIN, R. HEIDENHAIN u. a. gemacht. Von den Nachuntersuchern wurden jedoch diese Angaben einer scharfen Kritik unterworfen.« Neuerdings haben nach GURWITSCH (80, S. 55) PANETH und NICOLAS ähnliches für die Darm-

epithelien verschiedener Wirbeltiere und Greenwood für den Lumbricusdarm beschrieben. Mir selbst ist von den neueren Angaben nur die Zimmermann's (244), den auch Gurwitsch erwähnt, bekannt, die wegen der großen Gewissenhaftigkeit der Zimmermannschen Arbeit wohl die meiste Beachtung gefunden hat. Es handelt sich um sehr feine, durch den gestrichelten Zellsaum des menschlichen Dickdarms hindurchtretende Fädchen, die in ganz verschiedener Menge und sehr verschiedener Form, doch annähernd gleicher Länge aus der Zelle austreten. Tatsächlich machen sie den Eindruck amöboider Bewegung. Leider hat aber Zimmermann seine Beobachtung nur an fixiertem Material gemacht. Es ist nicht ausgeschlossen, daß es sich hier um durch die Zellsaumstrichelung zur Fädchenform geformte austretende Quellungen oder Sekretbildungen handelt oder daß wir es hier mit einem Ausnahmefall von Cilienbildung an einer sonst die Cilien entbehrenden Stelle zu tun haben. Amöboide Bewegungen von Verbandszellen hat ferner Sommer gesehen.

Man mag diesen wenigen Fällen mehr oder weniger Gewicht beilegen, eins ergibt sich logischerweise, daß der geschlossene Aufbau der Metazoenzellen eine Festigung der Epithelien zur Bewahrung der Eigenform der Zellen und somit des Gewebes erfordert, die ein pseudopodienartiges Fließen nicht mehr zuläßt. Das mag überhaupt als ein Grunderfordernis des Cilienschlages angesehen werden, daß zu ihm eine viel größere Festigkeit als zur Pseudopodienbewegung erforderlich ist. Nachdem ich versucht habe einige, dieser Zellsaumstrukturen zu schildern, möchte ich eine von ihnen in ihrer Genese betrachten, die Cilie.

B. Genese des Flimmerapparates bei Metazoen.

a) Genese an sich.

Wohl die älteste derartige Beobachtung hat Eichhorst (245) in den siebziger Jahren des vorigen Jahrhunderts gemacht. Seine Angaben lauten über eine am menschlichen Ependym gemachte Beobachtung nach der Wiedergabe Studnickas (224) also: »Die letzteren« (sc. Cilien), »entwickeln sich in der Weise, daß sich zunächst aus dem der Höhle zugewendeten Ende eine breite, glänzende Sohle« (= Zellsaum + Membrana limitans interna) »abhebt, die nach einiger Zeit eine sehr feine Strichelung zeigt und dadurch an die Gestalt der Darmepithelien erinnert . . . Zum Schlusse wachsen dabei die

Wimperhaare durch die Poren hindurch, und hiermit ist die Ausbildung der Zelle vollendet.«

Ohne die Ciliengenese zu schildern, sagt FOL (59) l. c. S. 230 u. a. darüber, daß die Wachstumsperiode bei den großen Randwimpern des Segels der Molluskenlarven tagelang dauert. Trifft dies zu, so wäre hiermit endlich bei Metazoen, bei denen sonst bekanntlich die Ciliengenese sehr schnell vor sich geht, ein Objekt gefunden, bei dem sich die Cilienentwicklung gut studieren ließe. Für die Natur der Cilien ist auch seine Bemerkung von Interesse, daß »lang bestehende, hoch differenzierte Wimpern zuweilen nicht eingezogen, sondern abgeworfen werden.« (Beispiel: Molluskenlarven.)

Eine mit modernen Hilfsmitteln angestellte, sehr sorgfältige Untersuchung der Histogenese des Wimperapparates hat GURWITSCH (78) angestellt. Er unterscheidet zwei Typen. Den ersten stellt das Epithel aus der Übergangstelle des Rachens in den Ösophagus einer 1 cm großen Krötenkaulquappe dar. Diese Zellen besitzen nach seiner Darlegung (l. c. S. 193—196) ursprünglich keine Cilien. Das körnige Innenplasma wird durch einen hellen Zellsaum nach außen zu abgeschlossen. In diesem sind die senkrecht gestellten Waben mit Rubin gefärbt sichtbar (l. c. Fig. 7, Zelle *b* und 7a). In den Knotenpunkten ihrer Wände treten nun, erst an der äußersten Zelloberfläche beginnend, dann die senkrecht zur Oberfläche gestellten Wabenwände verfolgend, unregelmäßige, mit Eisenhämatoxylin färbbare Verdickungen auf (l. c. Fig. 8, Zelle *a*). Sie bilden die erste Anlage der »zuerst spärlich, dann in immer dichteren Massen auftretenden Basalkörper der Flimmerhaare«, die »sich als Knotenpunkte eines Wabenwerkes aus demselben herausdifferenzieren und, soweit man sie noch einzeln verfolgen kann, durch Substanzbrücken — miteinander verbunden bleiben.« »Diese Basalkörper erhalten sogar ihren Flimmerbesatz, ehe ihre definitive Zahl erreicht ist« (l. c. Fig. 8, Zelle *b* und Fig. 7, Zelle *b*). »Weiter können wir annehmen, daß das Wabennetz immer dichter wird, somit neue Knotenkunkte geschaffen werden, aus welchen sich wiederum neue Basalkörper herausdifferenzieren.«

Im Gegensatz zu diesem Typus, bei dem zuerst die Basalkörper und dann erst die Cilien entstehen, steht der zweite, am Rachenepithel der 1—2 cm langen Salamanderlarven beobachtete, bei dem zuerst die Cilien und dann erst die Fußstücke sich herausdifferenzieren. GURWITSCH (l. c. S. 202—203) schildert uns, wie die die Zellen erst bedeckende Crusta sich allmählich in einen scharf abgesetzten Zell-

saum umwandelt. Dann (l. c. S. 204—205) fährt er fort: »Das übrige Wabenwerk des Zellsaumes erleidet nun aber merkwürdige Veränderungen: die Wabenstruktur verwischt sich allmählich, um einem dichten unentwirrbaren »Filzwerk« Platz zu machen . . . In einigen Stellen kann man kleine, in der Richtung der Längsachse gedehnte Wabenmaschen erkennen, in einigen andern sieht man, schon mehr oder weniger individualisiert, noch stark gekräuselte Haare, welche zweifelsohne in ihrer Längsrichtung aus mehreren aneinanderstoßenden Wabenwänden entstanden sind . . . Durch den Umformungsprozeß des sehr dichten und zarten Wabennetzes entstehen allmählich individualisierte Haare, die in ihrer unregelmäßigen verflochtenen Anordnung und ihren wellenförmigen Konturen deutlich ihre Entstehungsweise aus dem Wabenwerke erkennen lassen . . . Als Endresultat . . . sehen wir endlich einen regelmäßig gebauten, dichten Flimmerbesatz auftreten (Fig. 19) . . . Wir haben es hier mit einem merkwürdigen Falle zu tun, wo dem vollständig ausgebildeten Flimmerbesatz zunächst noch die Basalkörper fehlen, somit sich erst sekundär herausdifferenzieren.« Erst jetzt entstehen die Basalkörper, und zwar nicht allmählich, sondern alle zusammen in einer wohlausgebildeten Reihe. »Ob es sich nur um eine Verdichtung und Differenzierung der basalen Teile der Flimmerhaare handelt, was das bei weitem Wahrscheinlichere ist, oder ob auch ein Teil . . . der anisotropen Zone« (= Zellsaum l. c. F. 18 Z.) »dafür in Anspruch genommen wird, konnte ich vorläufig nicht entscheiden.« Das Wahrscheinlichere ist nach seiner Ansicht, daß »der basale Abschnitt des wabigen Zellsaumes (Fig. 18) seine engmaschige Struktur behält und in den Knotenpunkten der Maschen die Basalkörper entstehen läßt, die dadurch von vornherein mit den hinzugehörenden Flimmerhaaren eins bilden«.

Auf Grund dieser beiden, im einzelnen ja voneinander abweichenden Typen zieht Gurwitsch (l. c. S. 220—221) folgende, die allgemeine Genese des Wimperapparats betreffende Schlußfolgerung: »Eine für die Auffassung des Flimmerapparates wichtige Tatsache ist die schon auf den frühesten Stadien erfolgende scharfe Absonderung des gesamten Materials für den ersteren aus dem Cytoplasma. In dieser Hinsicht scheint eine Übereinstimmung in allen, wenigstens in den uns bekannt gewordenen Fällen, zu bestehen. Wir haben es in der Tat stets mit einem scharf abgegrenzten hyalinen Saum zu tun, welcher implizite das Material für die Flimmerhaare und Basalkörper enthält . . . Ich glaube, daß man auf Grund dieser Tatsachen zur Vorstellung gelangen muß, daß das Wesen der Histogenese des

Flimmerapparates in einer Art Arbeitsteilung innerhalb des zunächst als indifferent zu denkenden Cytoplasmas besteht. Es sondert sich ein spezifisch beschaffener Plasmateil aus dem Verbande, welcher die Fähigkeit der Bewegung in sich ganz besonders konzentriert und durch weitere Differenzierung alle Bestandteile des Flimmerapparates aus sich hervorgehen läßt.« Weiterhin S. 225: »Die frühzeitige morphologische Abgrenzung einer spezifischen Plasmaschicht — der Muttersubstanz des gesammten Flimmerapparates — ist somit ein kardinaler . . . Punkt in der Histogenese.«

Eine andre Vermutung als Gurwitsch über die Entstehung der Basalkörper äußerte schon einige Jahre vorher Heidenhain (92). Er fand bekanntlich in den Lebergängen von *Helix* keinerlei vom übrigen Cytoplasma scharf abgesonderten Zellsaum. Die Basalkörper sind hier (l. c. S. 105) »ganz einfache, und zwar oblonge Körperchen, welche mit ihrer langen Achse senkrecht zur Zelloberfläche in die Grenzmembran selbt implantiert sind . . . Sie können vielleicht geradezu als Differentiationsprodukte derselben aufgefaßt werden«.

Gleichfalls unabhängig von einer bestimmten saumartigen Differenzierung der Zelloberfläche läßt Studnicka (224), allerdings in andrer Weise als Heidenhain, die Cilien entstehen. Seine Studien beziehen sich auf das Ependym. Er sagt, daß seine einfachste Form bei Wirbeltieren diejenige einer einfachen, von nackten flimmernden Zellen bedeckten Wand ist. Erst in späterer embryonalen Zeit entstehen die Zellsäume und erst wiederum später die Membrana limitans interna und externa. Manchmal erhalten sich die ehemaligen primitiven Verhältnisse, wie er dies am Plexus chorioideus ventriculi quarti bei einem menschlichen Fötus beobachtete. Die Zelle hat hier noch keine so bestimmte Eigenform, sondern ihre Oberfläche ragt noch in Gestalt einer Kuppe vor. Noch nicht ist an ihrer Oberfläche eine bestimmte Substanz, sei es Schlußleiste oder Zellsaum usw., ausdifferenziert. Trotzdem trägt die Zelle schon Cilien, Basalkörper und sogar von diesen ausgehende feine ins Plasma ziehende Fädchen, die erste Anlage der im Ependym so seltenen Faserwurzeln. Die Basalkörper liegen nicht im äußersten Zellrand, sondern etwas tiefer im Plasma, tiefer selbst, als der hier nicht vorhandene Zellsaum im allgemeinen von der Oberfläche aus reicht.

Zwei weitere Beobachtungen lassen sich hier vielleicht vereinigen, ich meine die von Fuchs (66) und die von Ikeda (118), welche uns beide Fälle von merkwürdig tief in der Zelle liegenden Basalkörpern schildern. Fuchs sah am Ependym einer vierwöchigen Maus ein

einziges Mal mehrere tief in der Zelle liegende Basalkörper, die bereits Flimmerhaare trugen. Zwar gibt er diesem Befund keine bestimmte Deutung, doch kann man sich bei Betrachtung seiner Abbildung des Eindrucks nicht erwehren, daß es sich hier tatsächlich um eine Cilienbildung handle, die in der Zelle vor sich geht. IKEDAS (118) Darstellung fußt auf Beobachtungen an den Vasa efferentia. Ich lege im folgenden die an den betreffenden Zellen des Neugeborenen von ihm geschilderten Verhältnisse zu Grunde; (l. c. S. 8 — 9. Fig. 2 u. 3). Aus dem Kern cilienloser Zellen soll ein Gebilde hervorgehen, das emporrückend die Basalkörper bilde. Im einzelnen sagt er: . . . »Außerdem konnte ich auch in den cilienlosen Zellen die drei Zwischenglieder, welche BENDA zuerst gefunden hat, konstatieren, nämlich in der Tiefe der Zelle direkt oberhalb des Kerns liegt ein Körnchenballen in einer Radiärstellung gegen einen in seiner Mitte gelegenen Hohlraum (Fig. 3*a*) oder ein wie der geschrumpfte Kern erscheinender dichter Ballen (Fig. 2*a*). Im zweiten Stadium liegen jene Ballen oder radialen Stäbchen zwischen Kern und Zelloberfläche in der Mitte (Fig. 2*b* und 3*b*), und endlich als letztes Stadium sieht man die Stäbchen mit Cilien überlagert näher an die Zelloberfläche herangerückt (Fig. 2*c* und 3*c*).« Soweit der rein morphologische Befund IKEDAS. Die Deutung desselben soll gelegentlich der Besprechung der HENNEGUY-LENHOSSÉKschen Theorie erörtert werden.

Einen ganz eigenartigen Fall von Cilienentsehung hat uns VIGNON (230) kennen gelehrt. Bekanntlich fand er im Darm der *Chironomus*-Larve echte Cilien, deren Beweglichkeit er auch im Leben feststellte. Aber auch Bürstenbesatz kommt bei diesem Tier vor. Nun sah er bisweilen den Stäbchen dieses Besatzes bewegliche Cilien aufsitzen. Er betrachtet demnach nicht Cilien und Bürstenbesatz als etwas sich Entsprechendes, sondern beide als sich ungleichwertige Gebilde und hält den Bürstenbesatz für nichts andres als in der Entwicklung zurückgebliebene Cilien. Im einzelnen unterscheidet er folgende vier Arten:

1. Das Stäbchen des Bürstensaums trägt eine bewegliche Cilie. (*Chironomus*.)

2. Das Stäbchen kann als fadenförmigen Fortsatz eine unbewegliche Cilie haben, die in ihrer Form durchaus einer beweglichen Cilie gleicht. Solche Verhältnisse haben nach VIGNON LÉGER und HAGGENMÜLLER (1899) (149) und LÉCAILLON (1899) (145) dargestellt.

3. Das Stäbchen kann in seiner ganzen Länge kontraktil sein. Solche cilienartige Gebilde sind direkt der Zellwand und nicht einem eigenen Zellsaum aufgesetzt. (Chylusventrikel von *Chironomus*.)

4. Es gibt echte unbewegliche Cilien. (Dünndarm von *Chironomus* und Ende des Oesophagus bei einem *Nais* verwandten Organismus.)

Vielleicht darf man zum letzten Typus, wie ich glaube, die Beobachtungen MINGAZZINIS (169) noch rechnen.

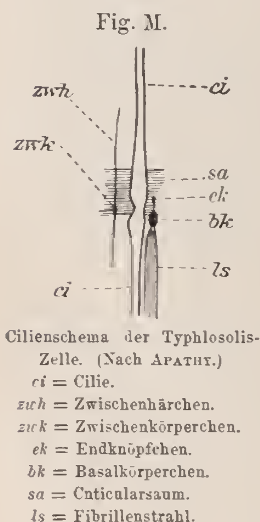
b) Teilung von Flimmerzellen.

Bei Protozoen erleiden die Cilien bei der Teilung entweder keine Veränderung, oder sie werden resorbiert. In der Metazoenzelle sind die während der Teilung vor sich gehenden Veränderungen erst ein einziges Mal studiert worden, und zwar von WALLENGREN (236). Da seinen Beobachtungen, wie wir bei Besprechung der LENHOSSÉK-HENNEGUYschen Hypothese sehen werden, die größte theoretische Bedeutung zukommt, so möchte ich sie hier in Zusammenfassung schildern. Ich möchte hierbei von dem in dieser Arbeit eingehaltenen Prinzip, die eigenen Untersuchungen am Schluß der Literaturangaben zu bringen, abweichen und dieselben gleich mit denen WALLENGRENS besprechen, da sie in den meisten Punkten mit den seinigen zusammenfallen und so eine Wiederholung vermieden werden kann.

Ich habe geschildert, daß es eine langumstrittene Frage war, ob Flimmerzellen sich überhaupt teilen könnten. Das einzige Objekt, bei dem eine Mitose bisher lückenlos verfolgt wurde, ist die Kiemenflimmerzelle von *Anodonta*, das Objekt WALLENGRENS. Ich selbst kann an diesem alle wesentlichen von WALLENGREN gemachten Beobachtungen bestätigen (Fig. 7). Ferner fand ich hunderte von Mitosen in den Typhlosoliszellen des gleichen Tieres (Fig. 18—21) und zahlreiche in den Lebergängen von *Helix pomatia* (Fig. 8 und 13). Meine Präparate stammen alle von im letzten Frühjahr abgetöteten, völlig gesunden Tieren. Alle Teilungen verlaufen im Prinzip völlig gleichmäßig. Das günstigste Objekt zu ihrem Studium ist unstreitig das WALLENGRENS, da seine Zellen breiter sind als die andern. In der Typhlosolis finden sich besonders häufig die Teilungsfiguren in den schmalen Zellen, doch kommen sie bisweilen auch in den breiten vor. Nach WALLENGREN und mir verläuft die Mitose also: In der Nähe der Basalkörper liegt ein kleines Körnchen, das WALLENGREN stets als Doppelkörnchen (l. c. Fig. 1—4), mir in manchen Fällen als einfaches Körnchen (Fig. 1 und 7) und in manchen als Diplosom

(Fig. 11 und 12) erschien. Wallengren sah es etwa in der Höhe der Basalkörper, ich etwas tiefer in der Zelle liegen. Es gelang Wallengren nicht, mit Sicherheit nachzuweisen, ob vom Diplosom aus ein Fädchen, eine sogenannte Centralgeißel, ausgeht, doch glaubt er eher dies verneinen zu müssen. Anfangs glaubte ich mit Sicherheit ein solches Gebilde zu erkennen. War ein »Diplosom« in der Nähe der seitlichen Zellgrenzen gelegen und oberhalb desselben der Flimmerapparat etwas unterbrochen, so erschien tatsächlich die letzte, über ihm befindliche Geißel bisweilen stärker gefärbt als die übrigen Cilien. Ein solches Verhalten bildet Apathy (5) (Fig. M.) ab, der, wie ich glaube, durch diese Beobachtung veranlaßt, zur Aufstellung gesonderter Namen für diese, wie er glaubte, zusammenhängenden Gebilde — »Zwischenkörperchen und Zwischenhärchen« — veranlaßt wurde. Ich möchte dies aber für eine Täuschung halten. Gewiß ist das Diplosom dann besonders gut sichtbar, wenn es abseits der Basalkörper und Faserwurzeln liegt. Die letzte Cilie der Zelle, die da leicht in eine Länge mit ihm fallen kann, erscheint, da sie sich frei abhebt, im Gegensatz zu den übrigen zusammenstehenden dunkler gefärbt, weil ihr Untergrund heller ist. Schwer ist es nun zu sagen, ob sie tatsächlich dünner als die übrigen Cilien ist, wie Apathy vermutet, denn Apathys Beobachtung kann sich sowieso nur auf die Zellen mit dünnen Cilien beziehen, wo ein Entscheid über die Dicke, wie ich glaube, wegen der Feinheit der Elemente schwer möglich ist. Auf Grund dessen glaube ich, daß Apathys Darstellung auf einem Irrtum beruht und er lediglich ein Diplosom gesehen hat, über dem sich zufällig eine von den übrigen etwas gesonderte Cilie befand. Das »Diplosom« trägt nach meiner Auffassung nie ein Härchen. Dieses Diplosom leitet die Teilung ein. Zuerst vergrößert es sich beträchtlich, wie dies Wallengren und ich mehrfach beobachten konnten (Fig. 19), und rückt dabei gegen den Kern zu. Eine solche Größenzunahme des Centrosoms ist sonst nichts Seltenes, und Erlanger, R. Hertwig (107) u. a. haben uns eine solche mehrfach geschildert. In diesem ersten Stadium ist meist der Wimperapparat einschließlich der Faserwurzeln

Fig. M.



Cilienschema der Typhlosolis-Zelle. (Nach Apathy.)
ci = Cilie.
zwh = Zwischenhärchen.
zwk = Zwischenkörperchen.
ek = Endknöpfchen.
bk = Basalkörperchen.
sa = Cuticularsaum.
ls = Fibrillenstrahl.

noch erhalten. (Fig. 19.) Ob die Cilien abgestoßen oder resorbiert werden, konnte weder WALLENGREN noch ich entscheiden. Ich glaube eher an letzteren Fall. Fig. 19 zeigt, wie der größte Teil der Cilien schon verschwunden ist und nur noch zwei bestehen, die verkürzt erscheinen. In diesem Stadium hat sich die Zelle nach unser beider Beobachtungen (W. Fig. 4 und 8, ego Fig. 19) von ihrer Basis abgehoben und ist in ihrer Mitte etwas gegen die Nachbarzellen vorgewölbt. Das Plasma bekommt einen mehr grobschaumigen Charakter. Das Ganze ist eine Turgescenzerscheinung, die nach REINKES [zitiert nach GURWITSCH (80)] Vorgang ja typisch für Mitosen ist. Das Kernkörperchen hat sich inzwischen aufgelöst und der Fadenknäuel gebildet (Fig. 20). Durch immer größere Turgescenz schwillt nun die Zelle immer mehr an, um bisweilen fast Kugelgestalt anzunehmen. Dieses Stadium dauert so lange, bis die beiden neuen Kerne gebildet sind. Um diese Zeit löst sich, wie WALLENGREN besonders genau beobachten konnte, der Wimperapparat gänzlich auf. Erst verschwinden die Cilien, dann verlieren die Basalkörper ihre scharf umschriebene Form, endlich löst sich der ganze Zellsaum auf. Hiermit hat die Zelle ihren festigenden Bestandteil verloren und kugelt sich ganz ab. Die Resorption der Faserwurzeln, die nun einsetzt, beginnt nach meinen Beobachtungen an verschiedenen Stellen zugleich, und manchmal erschien es mir, daß, als bereits die Chromosomen sich gespalten hatten, noch immer Reste des anscheinend ziemlich widerstandsfähigen Endfadens im Plasma sichtbar gewesen wären. Unter Verkleinerung und Bildung einer Strahlung rückt das Diplosom dem Kern zu, wie uns schon WALLENGREN beschrieb. Seine Teilung erfolgt nach meiner Beobachtung (Fig. 20) ähnlich, wie M. FARLAND [zit. nach GURWITSCH (80) (S. 276)] die Teilung des Diaululacentrosoms schildert. Die beiden Körperchen rücken etwas auseinander, nur noch durch einen deutlichen elliptischen Ring verbunden, dabei sendet das ganze Gebilde ins Plasma eine intensive Strahlung. Nach WALLENGREN läßt sich nun verfolgen, wie die beiden geteilten Körperchen an die beiden Spindelpole rücken. Dort betätigen sie sich bei der Teilung als echte Centrosomen. WALLENGREN erschien es, als ob bisweilen (l. c. Fig. 9) das eine Centrosom ein Doppelkörnchen darstelle, während ich stets nur ein einfaches Centralkörperchen vorfand. (Fig. 13 und 21.) Die Auflösung des Kerns konnte WALLENGREN genau verfolgen. Sie geschieht unter Vergrößerung desselben. Nun werden die Chromosomen in typischer Weise geteilt. Über die Richtung der Teilung sagt WALLENGREN (l. c. S. 381): »In bezug auf die

Stellung der Kernspindel im Kiemenepithelium der Muscheln möchte ich sagen, daß sie unter den von mir beobachteten vielen Tausenden von Mitosen beinahe immer paratangential war. Nur sehr selten nahm die Kernspindel eine schräge Stellung ein, und nur zweimal habe ich eine senkrechte Orientierung beobachtet . . . Die beiden Schwesterzellen kommen Seite zu Seite und auf derselben Höhe im Epithel zu liegen.« Nicht mit solcher Regelmäßigkeit geht die Teilung bei meinem Objekt vor sich. Auf Querschnitten durch die Typhlosolis sieht man sowohl eine Teilung nebeneinander als untereinander, letzteres in dem Sinne, daß die sich teilenden Zellen in verschiedenen Ebenen liegen, sich die Teilung also in der Längsrichtung des Darmverlaufs vollzogen hat. Endlich können alle möglichen Schrägteilungen (Fig. 13 und 21) eintreten oder gar solche, die die Zellen in proximale und distale Teilstücke zerlegen. Die häufigste Art ist allerdings die zuerst angegebene. Fragen wir uns nach dem Grund der verschiedenen Teilungsrichtungen, so erscheint mir für ihre Erklärung folgendes Moment geeignet: Es ist von vornherein natürlich, daß die sich teilenden Zellen bestrebt sind, in gleiche Höhe zu kommen. Dies können sie nur erreichen, wenn sie sich durch Turgescenz den nötigen Raum den Nachbarzellen gegenüber verschaffen können. Bei Zellen nun, die ein so lockeres Gefüge wie die Kiemenzellen haben, kann die Quellung den Seitendruck leicht überwinden. Anders bei den Darmepithelien, die, wie schon an andrer Stelle gezeigt wurde, sehr wechselnden Druckkräften ausgesetzt sind. Ist hier der Seitendruck zu groß, als daß er durch Turgescenz überwunden werden könnte, so wird eben der Zelle eine andre Teilungsrichtung aufgenötigt. Veränderungen in der Statik des die Zellen stützenden Bindegewebes oder Dichtigkeitsschwankungen der im Darmlumen befindlichen Flüssigkeit können hierzu Anlaß geben. Es ist bezeichnend, daß auch an einem andern Darmepithel, nämlich dem von Brasil (22) beschriebenen Polychätendarm solche, man möchte sagen, widersinnige Teilungen beobachtet wurden. Über das Plasma läßt sich zur Zeit der Chromosomenteilung nur sagen, daß es durch stete Wasseraufnahme immer heller erscheint. Nur an dem der Zelloberfläche zugewendeten Teil sieht man eine dunkle Wolke (W. Fig. 11, ego Fig. 7 und 21). Sie ist der Ausdruck des aufgelösten basalen Flimmerapparates. Die Neubildung der Kerne war an der Typhlosolis nur in ganz seltenen Fällen zu sehen und da nur äußerst undeutlich. Ich gebe deshalb hierfür eine den Lebergangzellen der Schnecke entnommene Abbildung (Fig. 13) und folge in diesem Punkt im übrigen in der Darstellung

hauptsächlich Wallengren. Nach dem Auseinanderrücken der Chromosomen schnüren sich die beiden Zellen in der Mitte immer mehr ein, so daß zwei Halbkugeln entstehen. Fortschreitend werden aus diesen zwei kugelförmige Gebilde (l. c. Fig. 14—19). Die Chromosomen ordnen sich um die Centrosomen als bohnenförmige Gebilde, die in ihrer Einbuchtung die Centralkörper einschließen (ego Fig. 13). Aus dem anfangs mehr diffus tief dunkel gefärbten Chromatin ordnen sich immer mehr die chromatischen Kernschollen (l. c. Fig. 24, 25), bis endlich sich das Kernkörperchen bildet (l. c. Fig. 23, 20, 21 und ego Fig. 18). Mit diesem Vorgang fällt das Rückwandern des Centrosoms an seinen Ausgangspunkt zusammen (W. Fig. 15 und 24, ego Fig. 18). Nach Wallengren entwickelt es hierbei eine Strahlung und .kann auch als Diplosom auftreten; ich sah es gleichfalls als Doppelkörnchen. Zwei wichtige Momente sind um diese Zeit zu beobachten: 1. die Ausscheidung eines sogenannten Zwischenkörpers und 2. die Neubildung des Flimmerapparates. Nach Wallengren ververläuft ersterer Vorgang folgendermaßen (l. c. S. 412): »Ein ziemlich großer Zwischenkörper entsteht bei der Zelldurchschnürung durch Zusammendrängen oder Verschmelzung körnchenartiger Verdickungen an den äquatorialen Teilen der Verbindungsfasern.« (l. c. Fig. 16, 17, 18, 14, 19, 15, 20—24.) »Er wird bei der hauptsächlich von unten stattfindenden Zelleinschnürung mit dem Spindelfaserbündel nach außen verschoben. Es bildet sich, vielleicht infolge osmotisch wirkender Stoffwechselprodukte, die möglicherweise im Zwischenkörper angehäuft sind, in der Nähe der Zwischenkörper ein intercellularer Flüssigkeitsraum. Der Zwischenkörper wird wahrscheinlich infolge dieses Auseinanderweichens der Zellwände in zwei Hälften getrennt. Er geht zuletzt in diesem Raum zugrunde.« Der Geißelapparat bildet sich also: Wallengren und ich sahen, daß erst ein Zellsaum entsteht, an dessen Basis sich die Basalkörper aus dem Plasma herausdifferenzieren. (l. c. Fig. 12, 15, 19, 20, 24.) Von ihnen aus bilden sich dann fortschreitend einerseits die Zwischenstücke der Cilien (l. c. Fig. 22, 21, 23), andrerseits die ersten Anlagen der Faserwurzeln, und zwar nach Wallengren schon zu einer Zeit, da die Basalkörper noch nicht ihre definitive Größe erreicht haben. (l. c. Fig. 22.) Endlich treten ganz plötzlich — wie, entzog sich unser beider Betrachtung — die Cilien auf. Für das Folgende ist wichtig, daß sich hier, wie schon bei der Prophase zu beobachten war, zeigt, daß das Diplosom keinerlei Be

ziehungen zum basalen Wimperapparat aufweist. Ja, ich konnte feststellen, daß Cilien, Basalkörper und selbst Faserwurzeln zu einer Zeit schon in völlig normaler Größe ausgebildet sein können, da das Diplosom noch tief unten in der Zelle steckt (Fig. 18). Daß mit der Bildung der definitiven Bestandteile der Zelle auch ihre ursprüngliche Gestalt sich durch Abnahme des Turgors formt, braucht nicht weiter erwähnt zu werden.

C. Die Henneguy-Lenhossèksche Theorie.

a) Einleitung.

Fast gleichzeitig, sicherlich aber unabhängig voneinander, haben Henneguy (100) und Lenhossék (151) im Jahre 1897 eine Theorie ausgesprochen, die im wesentlichen darin gipfelt, Flimmerzellen und Spermatozoen seien genetisch insofern analoge Gebilde, als die Basalkörper vermutlich Centrosomen, die Cilien dem Spermatozoenschwanz zu vergleichen seien. Ganz verschieden waren die Ausgangspunkte beider Forscher. Ich will diese in kurzem hier schildern.

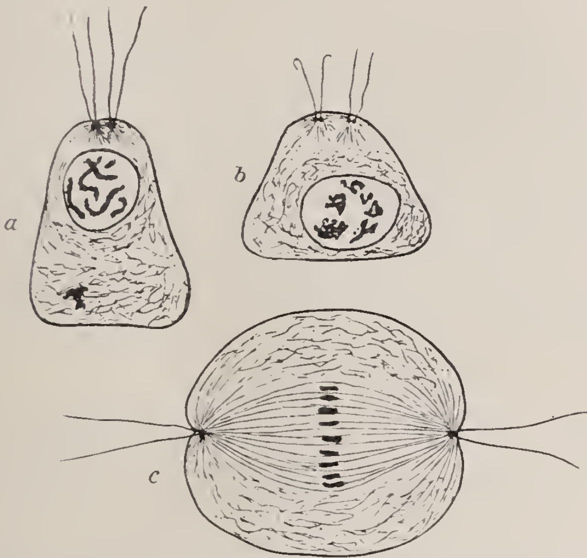
b) Henneguys Ausführungen.

Henneguy (100) beschreibt die Spermatocyten des Lepidopteren *Bombyx mori* etwa also: In den dreieckigen kantengerundeten Spermatocyten sitzen an einer der Kanten vier Körnchen, die zu zweit beisammenstehen. Jedes trägt ein feines, aus der Zelle vorragendes Härchen. Um jedes Körnchen ist eine Strahlung zu bemerken. (Fig. X*a* und *b*.) Bei der Teilung der Zelle rücken die Paare, der Oberfläche der Zelle entlang folgend, auseinander und treten so unter Beibehaltung ihrer Fäden an die Pole, wo sie als Centrosomen wirken. (Fig. X*c*.) Daß die Körnchen Centrosomen seien, darüber besteht kein Zweifel; es fragt sich nur, ob die Fortsätze echte Cilien seien. Henneguy konnte an ihnen im Leben keine Bewegung wahrnehmen, glaubt aber dies darauf zurückführen zu müssen, daß die Bildungen in diesem Zustand eben noch so »embryonal« seien, daß sie zu eignen Bewegungen nicht fähig seien. Gesetzt den Fall, meint Henneguy, daß sie Cilien vergleichbar wären, so könnten wir speziell zwischen den sich teilenden Spermatocyten und den Zellen der Typhlosolis von *Anodonta* folgende Parallele ziehen:

Faden = Cilie,
Centrosom = Basalkörper,
Spindelfaser = Faserwurzel.

Es könnten demnach die Centrosomen kinetische Centren sowohl für äußere (Flimmerbewegung) als für innere Vorgänge (Mitose) sein. Verstärkt wurde diese seine Auffassung durch eine eben erschienene Darstellung WEBBERS (238) über die Entwicklung der Antherozoiden von *Zamia*, die, wie ich hier gleich bemerken möchte, mir auf der hiesigen Staatsbibliothek leider nicht zugänglich war. Bei *Zamia* sondern sich in den Antherozoiden nach HENNEGUYS Referat zweierlei Centrosomen. Die einen besorgen weiterhin die Teilung, die andern

Fig. N.



Spermatocyten von *Bombyx mori*. *a* mit Centrodesmose der Diplosomenpaare, *b* mit auseinanderrückenden Diplosomen, *c* in Teilung mit vollständigen Diplosomen. (Nach HENNEGUY.)

beteiligen sich nicht an ihr, sondern dienen ausschließlich cilienähnlichen Fortsätzen zum Ansatzpunkt. Hier hat also die Arbeitsteilung eingesetzt, im Gegensatz zum ersten Fall. So haben wir schon dreierlei verschiedenes Verhalten der Centrosomen:

1. Sie sind nur Teilungsorgan (gewöhnlich).
2. Sie dienen zugleich als Teilungsorgan und als Cilienstütz- bzw. -erregungsorgan. (Spermatocyten von *Bombyx*.)
3. Sie teilen sich, bevor sie in einer Zelle diese beiden Funktionen verrichten, um entweder der Teilung oder der Bewegung sich dienstbar zu machen. (Antherozoiden von *Zamia*.)

Als 4. kommt hinzu:

4. Sie dienen ausschließlich der Flimmerung als Basalkörper und haben vollständig die Teilungsfunktionen verloren. (Typhlosolis von *Anodonta* und übrige Flimmerzellen.)

Letztere Behauptung begründet er damit, daß nie jemand in Flimmerzellen weder Centrosomen gefunden noch auf die Anwesenheit solcher deutende Teilungen entdeckt habe.

c) Lenhcsséks Ausführungen.

Lenhossék (151) stützt sich etwa auf folgende Beweisgründe: Basalkörper und Centrosomen haben große morphologische und färberische Ähnlichkeit und liegen in Epithelzellen an ähnlichen Stellen, nämlich oberflächlich. Flimmerzellen besitzen Basalkörper, doch nie gesonderte Centrosomen (was besonders klar an den von ihm beschriebenen Nebenhodenzellen zutage tritt, bei denen stets eine Flimmerzelle mit einer flimmerlosen alterniert), sie teilen sich nie mitotisch, also ist es sehr wahrscheinlich, daß eben in Flimmerzellen das Centrosom ganz und gar dem Flimmerapparat sich dienstbar gemacht hat und somit seiner Aufgabe bei der Teilung untreu geworden ist.

d) Gründe für und wider die Theorie.

Die meisten in der Folgezeit erschienenen Arbeiten nehmen in irgend einer Weise Stellung zur Henneguy-Lenhossékschen Theorie, ohne daß eigentlich besonders viele Beweisgründe für oder wider erbracht worden wären. Ich will versuchen, das, was sich zu ihren Gunsten oder Ungunsten anführen läßt, hier näher aufzuführen.

Der Einfachheit wegen stelle ich hier die an Metazoen gemachten Beobachtungen voran, da diese einesteils den Ausgangspunkt der Theorie bilden und andrerseits viel leichter zu deuten sind als die an Protozoen gemachten.

Lenhossék bezeichnet als ein besonders auffallendes Merkmal der ruhenden Flimmerzellen den Mangel an eigentlichen Centro-

Tabelle II.

Centralkörper in ruhenden Zellen, bes. Epithelien.

1. **Wirbellose Tiere.**

Mollusken.

Anodonta . . .	Kiemen	Flimmerzellen	Centralkörper	Wallengren (236)

Tunikaten.

Salpen	Pharyngealhöhle Kloakenhöhle Äußere Körperoberfläche	Centralkörper	Ballowitz (10, 250)

2. Wirbeltiere.

Acranier.

Amphioxus . .	Epidermiszelle	Centrosom mit Strahlung	Joseph (125)

Cyclostomen.

Petromyzon fluviatilis . .	Obere Partie der Kiemenhöhle Thyreoidea Darmkanal	Flimmerzellen	Einfache oder Doppelkörnchen	Studnička (222)
Myxine . . .	Harnleiter	Bürstenzelle	Centralgeißelapparat	Joseph (125)

Pisces.

Acanthias-Embryo . . .	Niere	Bürstenzelle	Diplosom	Joseph (125)
Torpedo . . .	»	Nackte Zelle	Centralgeißelapparat	»
» . . .	Harnleiter	» »	»	»

Amphibien.

Salamandra mac. Larve v. 3 cm.	—	Flimmerzellen	Einfaches oder Doppelkorn mit Hof	Studnička (222)
Salamandra mac.	Zungenepithel	«	Centrosom	»
»	Harnkanälch.	Bürstenzellen	Diplosom mit Centralgeißel	Meves (165)
»	Oesophagus	Flimmerzellen	Diplosom	Fischel (52)
»	Leucocyten	—	Centrosomen	Heidenhain (87, 97)
»	—	—	»	Flemming (58)
Salamanderlarve	Oesophagusepithel	Becherzellen	Centralgeißelapparat	Joseph (125)
Urodelenlarven	Oesophagus	Flimmerzellen	Centrosomen	Eismond (43)
Proteus . . .	Harnleiter	—	»	Heidenhain (90)
» . . .	Niere	—	»	»
» . . .	»	Bürstenzellen	Centralgeißelapparat	Joseph (125)
Siredon . . .	»	»	»	»

Vögel.

Entenembryo . . .	14 versch. Zellarten		Centrosomen	Heidenhain u. Cohn
Hühnerembryo . .				Heidenhain (98)

Säugetiere.

Maus	Vas epididymidis	Secretzellen	Centrosomen	Fuchs (65, 66)
»	Coni vasculosi	Stäbchenzellen	»	» (66)
» (weiße) .	Nebenhoden	Flimmerzellen	Diplosomen	Holmgren
Ratte » .	»	»	Centralkörper	Henry (103)
Kaninchen . .	Harnkanälch.	—	Centralgeißelapparat	Zimmermann (243)
» . .	Uterus trächt.	—	Mikrocentrum	Heidenhain (90)
» . .	Knochenmark	Riesenzellen	Centralkörperballen	» (89)
Meerschweinchenembryo	Ependym	Nicht flimmernd	Centrosomen	Fuchs (66)
» 10 Tage	»	»	Zwei Centralgeißelapparate	»
Katze	Ductus epididymidis	Secretzellen	Centralkörper	»
Homo	Drüsenausfuhrgänge	—	Centrosomen	Heidenhain (90)
»	Vasa efferentia	Flimmerzellen	Diplosomen	Ikeda (118)
»	Coni vasculosi	Secretzellen	Centralgeißelapparate	Fuchs (66)
»	Vas epididymidis	»	Diplosomen	»
»	Vas epididym.	»	»	Ikeda (118)
»	Corpus »	»	»	Gurwitsch (79)
»	Nebenhoden	Flimmerzell. (?)	Centrosomen	Zimmermamn (244)
»	Darmepithel d. Colon	Stäbchenzellen	Diplosomen mit Sphäre	»
»	Ureterepithel	—	Centrosomen mit Astrosphäre	Zimmermann (244)
	Enge Schläuche d. Hypophysis			
	Gesch. Plattenepith.			
»	Nierenkanälchen m. Ausn. der Sammelröhrchen	—	Centralgeißelapparat	
	Pancreasausfuhrgänge			
	Samenblasen			
»	Magen	—	Centrosomen	Heidenhain (93)
»	»	—	»	» (97)

somen. Es ist dies für ihn so merkwürdig, da er stillschweigend Anhänger der Lehre von der Ubiquität der Centrosomen in ruhenden Gewebszellen ist. Betrachten wir aber eben diese Voraussetzung, so finden wir, daß ihre Richtigkeit noch vielfach bestritten wird. Ich kann hier nicht auf die Lehre von der Ubiquität der Centralkörper überhaupt eingehen und möchte deshalb hier vorerst nur die Centrosomenfrage in ruhenden Epithelien, besonders cylindrischen, und in Flimmerepithelien erörtern. Als erstes möchte ich eine Tabelle (S. 362—364) derjenigen Angaben und Objekte zusammenstellen, die nach der Lehre der Anhänger der Ubiquität Centralkörper in ruhenden Epithelien darstellen.

Gebilde, die man als Centrosomen deuten kann in Form von Diplosomen, fand ferner ich selbst auf, und zwar

1. in den cilientragenden Zellen der *Anotonda*-Typhlosolis. (Fig. 1, 11 und 12.)
2. in den cilientragenden der Vasa efferentia des Meerschweinchens. (Fig. 5 und 6.)
3. in den cilientragenden *Anodonta*-Kiemenzellen. (Fig. 7.)

Die oben angeführte Tabelle ist sicher sehr unvollständig und ließe sich wohl durch zahlreiche Angaben vermehren. Es war mir mit ihr nur darum zu tun, zu zeigen, daß in den allerverschiedensten Zellen ähnliche Gebilde aufgefunden wurden. In der Deutung freilich gehen die Ansichten sehr auseinander. Es sei nur an zwei Extreme erinnert: Fischer (54) ist allen mit Eisenhämatoxylin dargestellten Gebilden gegenüber — und nur mit dieser Methode konnten bisher so ungemein feine Verhältnisse eingehender studiert werden — so skeptisch, daß er selbst mit Astrophäre versehene Körnchen zuweilen als Kunstprodukte ansehen will, wogegen Heidenhain (88, 89, 97, 98) auf dem Befund stark sich färbender Doppelkörnchen in embryonalen Vogelgeweben seine ganze Lehre der centrierten Radien erstmals aufbaut. Ein zweiter komplizierter Punkt ist der, daß in der Auffassung der Centrosomen die einzelnen Forscher sehr weit auseinandergehen. Während die einen alle möglichen, auch nur einigermaßen Strahlungsfiguren ähnlichen Gebilde als Centrosomen auffassen — selbst Gebilde, wie das wahrscheinlich als Stützorgan funktionierende Skelett der Leukocyten (Heidenhain 88 und 97) und die Strahlungen des Salpenepithels (Ballowitz 9 und 10) werden hierher gerechnet —, fordern andre von den betreffenden, daß sie erst durch Mitwirken bei der mitotischen Teilung ihren centrosomalen Charakter beweisen. Die einen schreiben den Centralkörpern alle

möglichen Funktionen zu, die andern nur die der Teilung, und es ist vielleicht nicht ohne Interesse, daß die Verschiedenheit der Auffassung sich fast vollkommen mit der der Fakultät deckt und Anatomen von Zoologen trennt. Betrachtet man, ohne sich vorerst einer der beiden Parteien anzuschließen, die oben gemachten Angaben, so fällt folgendes auf: Zunächst handelt es sich fast stets um Objekte, die nur mit der Vorsicht erheischenden Eisenhämatoxylin-Färbung zur Darstellung gebracht wurden. Dies macht es sehr wahrscheinlich, daß es sich in zahlreichen Fällen um Verwechslungen mit einfachen Granulationen handeln kann. Wenn man aber trotzdem für manche Fälle echte, von Granulationen unterschiedene Körperchen zugibt, so fragt sich immer noch, ob ihnen centrosomaler Charakter zuzusprechen ist. Was ihre Lage betrifft, so fanden sie die meisten Autoren, speziell in Cylinderepithelien, nahe der Zelloberfläche, die einen über, die andern unter der Höhe der Schlußleiste, nur wenige, wie z. B. Studnica (222), verlegen sie regelmäßig in die Mitte zwischen Zelloberfläche und Kern. Sie bestehen entweder aus einem einfachen oder, was viel häufiger ist, aus einem Doppelkörnchen. Das einfache oder doppelte Körnchen kann sowohl in die Zelle hinein als aus ihr hinaus als auch nach beiden Seiten ein feines Fädchen schicken. Körnchen mit nach außen gerichteten Fäden nennt man zusammen Centralgeißelapparat. In wie vielen Fällen es sich um einfache Körnchen und in welchen es sich um einen Centralgeißelapparat handelt, läßt sich schwer sagen. Tatsache ist, daß letzterer ein anscheinend sehr wenig widerstandsfähiges Gebilde von ungemeiner Feinheit ist, von dem Heidenhain (97) sagt, daß seine »Konservierung und Beobachtung zu den schwierigsten Aufgaben der Mikroskopie gehört«. Ob die Centralgeißel beweglich sei, konnte selbstverständlich bei der Feinheit des Objekts noch nicht festgestellt werden. Mit echten Cilien scheint sie nichts zu tun zu haben, denn, wenn sie beweglich wäre, was aber ziemlich unwahrscheinlich ist, so könnte diese Beweglichkeit wegen ihrer großen Feinheit doch von keinerlei Nutzen sein. Eher ist deshalb wohl anzunehmen, daß sie, die ja durch den geringsten Flüssigkeitsstrom alteriert werden muß, nur passiv hin und her flottiert. Es würde dieses Verhalten an das der sogenannten Eingeißelzellen, die Kupelwieser (140) beschrieb, erinnern. Auch von diesen ist es ja fraglich, ob sie Cilien zuzurechnen sind. Auch färberisch ist die Centralgeißel von der Cilie verschieden, da sie in ihrer ganzen Länge gleich stark sich färbt, somit höchstens dem Cilienachsenfaden zu vergleichen wäre. Be-

zeichnend ist, daß der Centralgeißelapparat wohl ausschließlich in secernierenden oder wenigstens in den Sekret führende Kanäle umgebenden Zellen (Harnkanälchen, Leber- und Pankreasausführgänge usw.) vorkommt. ZIMMERMANN (zitiert nach HEIDENHAIN, 97) glaubt deshalb, daß nur übrigbleibe, »an die Möglichkeit zu denken, daß die zarte Geißel als eine Art Sinnesorgan der Zelle wirkt, d. h. daß Veränderungen in der Zusammensetzung des im Drüsenlumen befindlichen Secretes einen Reiz auf die Geißel und durch deren Vermittlung auf die Zelle selbst ausüben, wodurch die Secretion qualitativ oder quantitativ beeinflußt werden könnte«. Lassen wir dieses dahingestellt und wenden wir uns zur Teilung: Es ist mir nur ein einziger Fall einer Teilung einer Centralgeißelzelle bekannt. Ihn hat JOSEPH (124) im Epithel des Oesophagus der Larve von *Salamandra maculosa* aufgefunden. Nach seiner Darstellung rückt in den Becherzellen — denn aus diesen stammt der Befund — der Centralgeißelapparat bei Beginn der Teilung herab, also dem Kern zu, wobei er sich vergrößert. Bei der Spaltung der Chromosomen beteiligt er sich als echtes Centrosom an den Spindelpolen. Diesen Befund können wir unbedingt dem gleichstellen, was HENNEGUY (100) an den Spermatocyten von *Bombyx* sah. Schenkt man dieser einen Angabe JOSEPHS Glauben, so kommt man etwa zu folgendem Schuß: Der Centralgeißelapparat ist ein echtes Centrosom, das aber anscheinend nur noch sehr selten das Teilungsgeschäft besorgt.

An der Identität von Centralgeißelapparat und Diplosomen wird wohl im allgemeinen nicht gezweifelt, gibt es doch alle erdenklichen Übergänge zwischen beiden. Dennoch möchte ich auch ihre Verwandtschaft mit den Centrosomen getrennt besprechen. Vor allem fällt auch hier auf, daß sich die betreffenden Zellen ungemein selten teilen. Man muß es deshalb wohl als verfrüht ansehen, daß über die Natur der Diplosomen von manchen bereits ein abschließendes Urteil gefällt wurde, bevor man ihr Verhalten bei einer Teilung gesehen hatte, bevor man ihre Genese kannte und bevor man auch nur den leisesten Anhaltspunkt ihrer Funktion besaß. Es gibt meines Wissens nur fünf Angaben über ihr Verhalten bei der Teilung, und von ihnen betreffen drei gerade merkwürdigerweise Flimmerzellen. — HEIDENHAIN (88) stellte in ruhenden roten Blutkörperchen zwei bis drei Körnchen dar, die mit beginnender Teilung an die Spindelpole rückten. Der ganze Vorgang der Teilung konnte von ihm so lückenlos beobachtet werden, daß man nicht zaudern kann, diesen Körnchen tatsächlich centrosomalen Charakter zuzusprechen.

Ballowitz (250) fand an den Zellen des Pharyngeal- und Kloakenepithels von *Salpa punctata* alle Übergänge von ruhenden Diplosomen zu echten, an den Spindelpolen wirkenden Centrosomen (l. c. T. XI).

Zimmermann (244) bildet eine Reihe von Oberflächenepithelzellen des menschlichen Magens ab. Alle von ihnen, die ruhen, tragen ein Diplosom nahe der Oberfläche, eine einzige Zelle, die sich teilt, besitzt kein solches. Daraus wäre anzunehmen, daß es in die an den Spindelpolen befindlichen Diplosomen übergegangen wäre. Zimmermanns Befund ist aber deshalb nicht eindeutig, da sich die Chromosomen an der Stelle befinden, an der sonst die Diplosomen lagern, und man könnte sich vorstellen, daß letztere zwar vorhanden, von ersteren aber zugedeckt seien.

Jeleniewski (122) sagt: »Die in den secernierenden Zellen der Vasa efferentia und in dem Epithel des Nebenhodens vorhandenen Diplosomen haben mit den an den Polen der achromatischen Spindel der sich fortpflanzenden Zellen sichtbaren Körperchen (Centrosomen) nichts gemein«. Diese Angabe Jeleniewskis, die er durch eine beigegebene Figur erläutert, in der tatsächlich außer den an den Spindelpolen befindlichen Centrosomen noch zwei distinkte abseitsliegende Körnchen sichtbar sind, steht in vollem Gegensatz zu dem, was Wallengren (236) und ich selbst beobachtet haben. Wir haben beide, wie oben erwähnt, lückenlos das Herabwandern der Diplosomen an die Spindelpole verfolgen können. In anbetracht dessen, daß Jeleniewski (122) nur ein einziges, ziemlich unklares Bild vor Augen hat, möchte ich die Vermutung aussprechen, daß er sich getäuscht hat. Es ist

1. möglich, daß er keine eigentliche Flimmerzelle vor Augen hatte, denn im Anfangsteil des Nebenhodens gibt es auch flimmerlose Zellen;
2. daß er doch in diesem Fall Granulationen für Centrosomen gehalten hat;
3. daß er einen Teil einer höher- oder tiefergelegenen, sich nicht teilenden Zelle mit angeschnitten habe, deren Centrosomen er irrtümlich in die sich teilende versetzte. Nach all dem, da Wallengren und mir hunderte von Mitosen zum Studium dienten, halte ich es für erwiesen, daß das Diplosom in Flimmerzellen als Teilungsorgan zu wirken imstande ist, also ein echtes Centrosom darstellt.

Damit ist auch der Einwand LENHOSSÉKS (151) erledigt, der behauptet, in echten ruhenden Flimmerzellen würden keine Centrosomen vorkommen und echte Flimmerzellen könnten sich nicht teilen. Desgleichen ist der Einwand widerlegt, der Diplosomen überhaupt vollständig ihre centrosomale Natur abspricht. Das aber bleibt sicher bestehen, daß uns die außerordentliche Seltenheit der Teilung von Flimmerzellen darauf schließen läßt, daß die Diplosomen im allgemeinen eine andre Rolle als die der Teilung auszufüllen haben. Ihre konstant hohe Lage in Flimmerzellen und flimmerlosen Epithelien spricht vielmehr dafür, daß ihnen hier eine Aufgabe der Vermittlung zwischen Außenwelt und Zelle zukommt. Welcher Art diese sei, erscheint mir vorläufig nicht erweisbar. Ebenso möchte ich mich auf Grund meiner Befunde einer weiteren Deutung nicht anschließen, ich meine die Lehre von der Ubiquität der Centrosomen in ruhenden Zellen. Solange wir mit Methoden, die uns nicht eine spezifisch differente Centrosomenfärbung erlauben, an unsre Aufgabe gehen müssen, und solange die von uns färberisch dargestellten Körperchen mit keiner tieferen Vorstellung von ihrer Bedeutung versehen werden können, erscheint es mindestens als überflüssig, sich über solche Hypothesen zu verbreiten[1].

[1] Vielleicht darf ich hier eine rein technische Bemerkung einfügen. Die meisten Autoren benutzten zur schärferen Darstellung der Centralkörper Eisenhämatoxylin mit Kontrastfarben, und zwar hauptsächlich Bordeaux oder Rubin. Ich kann auf Grund eigener Erfahrung sagen, daß Bordeaux nicht günstig ist. Man muß bei ihm nur soweit extrahieren, daß Centrosomen sowohl wie Granula noch ziemlich gefärbt sind, und Bordeaux hat lediglich den Zweck, letztere zuzudecken. Es setzt aber auch die Schärfe des Centrosoms herab, und so kann leicht ein E. H. wegen seiner Größe nicht gern hergebendes Granulum mit dem Centrosom verwechselt oder für ein solches gehalten werden. Extrahiert man E. H. so stark, daß es den Granulis so gut wie ganz entwichen ist, so hat das Centrosom gleichfalls so viel Farbe hergegeben, daß es zwar ohne Bordeaux sichtbar, mit demselben aber durch die Bordeauxdeckung fast nicht zu erkennen ist. Deshalb empfiehlt sich mehr die starke Extraktion ohne dasselbe, wodurch ausgeschlossen ist, daß Granula für Centrosomen gehalten werden. Das Centrosom tritt dann an den allerbesten Präparaten zwar nicht tief gefärbt, aber doch deutlich in seiner Eigenform umschrieben aus dem umgebenden Plasma. Von den Deckfarben wurde mit großem Erfolg nur Lichtgrün angewendet. Extrahiert man so weit, daß die Granula kaum mehr gefärbt sind und läßt es dann einwirken, so deckt es diese vollständig zu. Die Färbung des Centrosoms scheint es nicht nur nicht zu verdecken, sondern seine Schwärze eher noch zu steigern. Das ziemlich starke Extrahieren ergibt natürlich, daß sehr oft das Diplosom auch vollständig entfärbt wird. Errät man aber den äußersten zulässigen Grad, so gibt es Bilder von ungeahnter Deutlichkeit.

Zur Henneguy-Lenhossékschen Theorie zurückkehrend, möchte ich die Teilungskriterien erörtern. Gerade das Fehlen der mitotischen Teilungen hat bekanntlich beide Forscher veranlaßt, daran zu glauben, daß die Centrosomen eben in den Basalkörpern festgelegt worden seien. Wir haben oben schon folgende Teilungen betrachtet, die von Wallengren an den Kiemen von *Anodonta* und die von mir am gleichen Objekt, ferner an der Typhlosolis und in den *Helix*-Lebergängen beobachtet wurden. Diesen jeweils sehr zahlreichen Fällen schließen sich freilich in der Literatur nur sehr vereinzelte an. Heidenhain (97) sagt: »Mitosen in Flimmerepithelien wurden schon in älterer Zeit beobachtet (Drasch, Bockendahl, Flemming), doch trugen die in Teilung begriffenen Zellen keine Cilien; diese Mitosen rühren also entweder von basalen Ersatzzellen her (Trachealepithel) oder es verlieren die Zellen während der Teilung ihre Cilien.« Ich habe mich vergeblich bemüht, die Arbeiten von Drasch und Bockendahl aufzufinden. Von Flemmings (56) Angabe kann ich mit Sicherheit behaupten, daß es sich um sogenannte Ersatzzellen oder Basalzellen handelt. Er selbst schreibt zu der hier, wie ich glaube, von seinen Werken allein in Betracht kommenden Figur 82, Tafel V, in »Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung« als Erläuterung S. 406: »Fig. 82. Aus einem Querschnitt der Trachea, Hund, vorn zwei Wimperzellen, in tieferer Schicht rechts eine Basalzelle in Teilung mit Kernfigur . . .«

N. Maier (156) behauptet, er habe »am Wimperepithel der Kiemen von *Triton*-Larven ebenfalls deutlich Centrosomen an den Polen von mitotischen Teilungen« gesehen, gibt aber davon keine Abbildungen. Polowzow (179) stellt in den Flimmerzellen des Lumbricusdarms zweimal Zellteilungen dar (l. c. Fig. 5 und 7, Tafel XVII). Beide Figuren können aber unmöglich überzeugen, um so mehr, als sie zur Erklärung von Figur 5, die von beiden fast noch mehr Beweiskraft hat, selbst hinzufügt: »Mitose in einer Flimmerzelle?« Ihre damit nicht gut zu vereinbarende bestimmt gerichtete Behauptung auf Seite 372 hat denn auch in der Literatur so gut wie keine Beachtung gefunden.

Eine sehr schöne Mitose einer Flimmerzelle stellt dagegen Brasils (22) Figur 1, die das Oesophagusepithel von *Lagis Koreni* wiedergibt, dar, und vielleicht ist auch die in Figur 2 gezeichnete hierher zu rechnen. Die in Figur 1 dargestellte zeigt deutlich die Turgescenzerscheinung und den Mangel an Cilienbesatz und Faserwurzeln in der sich teilenden Flimmerzelle, und es ist schade, daß

Brasil (22) diesem von ihm gefundenen Gegenstand keine weiteren Worte widmet. In allerletzter Zeit ist eine anonyme Arbeit (1) erschienen, die, ohne daß ich mich erinnern kann, im Text näher darauf zu weisen, im *Amphioxus*-Flimmerepithel Mitosen abbildct, freilich in einer wenig eindeutigen Form.

Nach all dem kann die alte Ansicht, Flimmerzellen könnten sich nicht teilen, nicht mehr aufrechterhalten werden. Nach Wallengrens und meinen Beobachtungen ist ferner zu ersehen, daß die Basalkörper bei der Zellteilung keine besondere Rolle spielen, sondern einfach aufgelöst werden. Die oben dargestellten Verhältnisse sind, vom allgemeinen zellbiologischen Standpunkt aus betrachtet, in doppelter Weise beachtenswert: Die Flimmerzellen der Metazoen können wir nicht mehr als Zellen ansehen, die infolge einseitiger Differenzierung ein gut Teil der sonst der organischen Substanz zukommenden Eigenschaften, nämlich den der Teilung, aufgegeben haben. Nach Gurwitsch (80, S. 216) wurden neuerdings von Levi selbst in Ganglienzellen Mitosen beobachtet, und somit kann man sich ganz Gurwitsch anschließen, der sagt (S. 217): »Nach den vorliegenden spärlichen Tatsachen« — er rechnet auch die seiner Schülerin Polowzow hinzu — »sind wir somit durchaus nicht berechtigt, bestimmten Zellenarten das Vermögen der Teilung völlig abzusprechen«. Fürs zweite können wir sagen, daß erwiesen ist, daß zwei so ausgesprochene Funktionen, wie dies der Stützpunkt für die äußere Cilienbewegung einerseits und der Ansatz der Spindelfasern bei Metazoen andrerseits ist, nicht in ein und demselben als Centrosom zu deutendem Organ vereinigt sind. Sind schon die Faserwurzeln nicht im Sinne Henneguys (100) mit den Spindelfasern zu vergleichen, da sie, abgesehen von der viel größeren Konsistenz, auch bei der Teilung wirkungslos sind und aufgelöst werden, wie dies Wallengren und ich zu zeigen vermochten, so sind auch die von Henneguy (100) an den Samenzellen von *Bombyx* und Meves (166) an denen von *Pygaera* dargestellten cilienartigen, von den Centrosomen ausgehenden Fäden nicht echten Cilien zu vergleichen.

Freilich kann auch nicht geleugnet werden, daß manche Punkte wieder den Vergleich mit der Spermatogenese sehr nahelegen. Engelmann (45, 47) und nach ihm (194) Rossbach haben wiederholt auf das sehr ähnliche Verhalten von Flimmer- und Samenzellen auf chemische Reize hingewiesen. Rein morphologisch ferner

besteht die größte Ähnlichkeit zwischen den sogenannten wurmförmigen Spermien von *Paludina vivipara*, derer Gestalt uns Erlanger (50), Meves (166) und Retzius (191) beschrieben haben und deren Entwicklung Meves (166) bis in alle Einzelheiten verfolgt hat. Nach Meves (166) verläuft die Bildung der Spermien von *Paludina* also: Mehrere Körnchen, die sich bei den Reifeteilungen als Centrosomen dokumentiert haben, lassen an der Oberfläche der Zelle Fädchen aus sich hervorsprossen. Der Kern wandert den Centrosomen entgegen, beide Organe legen sich aneinander, und Kern mit Centralkörperchen ziehen an die entgegengesetzte Seite der sich verlängernden Zelle. Die Verbindung mit den cilienartigen Fäden bleibt durch verbindende sich entsprechend verlängernde Fäden erhalten. An der Austrittsstelle der cilienähnlichen Fäden aus der Zelle werden hierbei Körperchen sichtbar, deren Entstehung wohl so zu deuten ist, daß das am Kern sitzende Körnchen der eine Teil des ursprünglich hantelförmigen Centrosoms, der verbindende Faden die ungemein verlängerte Centrodesmose und das Oberflächenkörnchen die andre Hantelkugel darstellt. Die Umwandlung zum fertigen Spermatozoon geschieht durch weiteres Längenwachstum. Der Kern bildet endlich den Kopf, der stark verlängerte Körper enthält die Achsenfäden, aus dem am Ende aus basalkörperähnlichen Verdickungen die Endfäden herausragen. Die Fortsätze wären hier den Cilien, die an ihrer Basis befindlichen Körner den Basalkörpern, der Achsenfaden den Faserwurzeln rein morphologisch zu vergleichen. Auf die Verbindung mit dem Kern sei später eingegangen!

Hier möge nur noch hinzugefügt werden, daß auch bei botanischen Objekten vielfach Verhältnisse angetroffen wurden, die zu einem Vergleich mit Flimmerzellen drängten. Ikeno (119), Webber (237, 238), Strasburger (218), Belajeff (13, 14) und andre haben die so ähnliche Bildung der männlichen Geschlechtsprodukte hier geschildert und tatsächlich manche Analogien aufgefunden; in der Deutung, wie weit dieser Vergleich auszudehnen sei, ob er nur rein morphologisch oder auch genetisch zulässig sei, gehen ihre Ansichten freilich wesentlich auseinander.

Vom Standpunkt der Henneguy-Lenhossékschen Theorie aus betrachtet, treffen wir noch verwickeltere Verhältnisse bei den Protisten an.

Ganz besonders gegen die Theorie spricht nach H. N. Maier (156) der Umstand, daß bei ciliaten Infusorien echte Basalkörper vorkommen, bei denen nie eine mit Centrosomen vor sich gehende Tei-

lung beobachtet wurde. HEIDENHAIN (97) schließt sich dieser Deutung durchaus an. Sie ist aber, glaube ich, durchaus nicht so eindeutig. Strenge Anhänger von HENNEGUY und LENHOSSÉK werden sagen, daß hier eben die Centrosomen in ihrer Bewegungs- bzw. Stützfunktion so sehr festgelegt seien, daß sie zu jeglicher Teilung unfähig geworden wären. Wie dem auch sei, so läßt sich nur das sagen, daß uns die Genese der Basalkörper bei den ciliaten Infusorien noch völlig unbekannt ist und daß nur soviel in betreff der Teilungen feststeht, daß diese in den meisten Fällen ohne Veränderungen am Wimperkleid und nur in seltenen, wie dies besonders WALLENGREN (236) beschrieb, unter Auflösung und Neubildung von Teilen desselben vor sich geht.

Mehr Anhaltspunkte für die obige Theorie liefern die Schwärmsporen verschiedener Protisten sowie die trypanosomenartigen Organismen, die ich, da sie von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet, sich sehr ähneln, hier zusammen besprechen möchte. JAHN (121) hat uns die Entwicklung des Schwärmers des Myxomyceten *Stenomitis flaccida* also geschildert: Bei der Teilung wächst aus jedem Centrosom eine Geißel aus, und zwar schon zu einer Zeit, da die an den Spindelpolen befindlichen Centralkörper die Teilung noch nicht vollendet haben. Die Geißel wird immer länger und tritt zuletzt durch eine »Geißelbasis« — eine Art Basalkörper — und ein Verbindungsstück — eine Art Kernkappe — mit dem Kern in Verbindung. Wir haben hier mit den von HENNEGUY (100 und 101) und MEVES (166) dargestellten Verhältnissen manche Vergleichspunkte. Nicht so bestimmt drückt sich MOROFF (170) aus, wenn er über die Entwicklung der Spermatiden der *Aggregata*-Arten folgendes sagt: »Ich wage nicht, die Geißeln mit Bestimmtheit aus den von dem Caryosom herstammenden Chromatinkörnchen abzuleiten, obwohl ich es für das Wahrscheinlichste halte. Möglicherweise kommt die Geißelbasis erst, nachdem die Geißeln bereits gebildet wurden, in Verbindung mit dem übrigen Kern.« Wie die Verbindung der Geißel mit dem Kern bei Metazoen vor sich geht, ob sie primär angelegt oder erst sekundär gebildet wird, darüber konnte ich in der Literatur nichts finden.

War es bei den bisher beschriebenen Formen zweifelhaft, ob die HENNEGUY-LENHOSSÉKsche Theorie zutrifft, oder mit anderen Worten ob Cilienzellen Spermatozoen ihrer Genese nach zu vergleichen seien, so herrscht eine große Übereinstimmung zwischen diesen beiden, wenn wir die Trypanosomen ähnlichen Individuen betrachten. Diesen direkten Hinweis fand ich freilich erst ein einziges Mal in der Lite-

ratur, und zwar bei SCHAUDINN (197). Nachdem SCHAUDINN auf die Ähnlichkeit der Trypanosomen-Mikrogameten mit den Spermatozoen der höheren Tiere aufmerksam gemacht hat, schildert er, wie der kleine abgespaltene Kern den Blepharoplasten darstelle, und zwar aus Centrosom und acht Chromosomen sich zusammensetze. Dieser bildet in ziemlich komplizierter Weise den Geißelapparat. Die indifferenten Trypanosomen bilden sich also: »Die bandförmige Geißel ist zusammengesetzt aus einem dickeren excentrischen Achsenfaden (der Centralspindel) und acht Mantelfibrillen (den Mantelfasern); nur das distale verjüngte Ende der Geißel wird von dem Achsenfaden allein gebildet. Entsprechend ihrer Genese sind Kern, Blepharoplast und Anfangsteil des Geißelapparates durch achromatische feine Fäden (die Reste der Centralspindeln) verbunden.« Der Kern bildet eine Verankerung für den Bewegungsapparat.

KEYSSELITZ (128), der sagt, daß man bei ähnlichen Formen »den kernendogenen Ursprung« der Basalkörper »mehrfach hat verfolgen können«, stellt uns dar, wie der Achsenstab von *Trichomastix lacertae* tatsächlich als eine Art Centrosom aufgefaßt werden muß, da er »als Teilungsorgan funktioniert«. LÉGER (147) hat an den fusiformen Spermatozoiden der Gregarine *Stylorhynchus* beobachtet, wie sich die Geißel in zwei ins Protoplasma eindringende Achsenfäden spaltet, die an Centrosomen inserieren.

Ganz besonders dokumentiert sich die centrosomale Natur der basalen Geißelstrukturen bei der Teilung der Trypanosomen, da diese ganz im Gegensatz zu den Geißelapparaten der Metazoen aktiv an der Teilung teilnehmen, ja dieselbe geradezu einleiten oder bewerkstelligen. PROWAZEK (187) sagt, daß bei der Teilung der Trypanosomen zuerst Geißel und Basalkörper sich teilen, und MINCHIN (168) sah an *Trypanosoma grayi* gleichfalls, wie erst nach der Teilung dieser beiden das Tier sich spaltet.

Nach alledem kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die LENHOSSÉK-HENNEGUYsche Regel mit Bestimmtheit für typanosomenähnliche Individuen und mit großer Wahrscheinlichkeit für die verschiedensten Arten von Schwärmsporen Geltung hat.

Erst in allerjüngster Zeit wurde der ganz sichere Beweis an Flagellaten geliefert, daß für diese Gruppe die LENHOSSEK-HENNEGUYsche Theorie vollkommen zutrifft. Zum Studium der Einzelheiten verweise ich auf die interessante Arbeit DOBELLS (36), dem dieser Nachweis gelang, und gebe hier nur das Allerwichtigste im Auszug: Die Befunde beziehen sich auf *Trichomastix batrachorum*, einen der

Trichomonas (s. Schema Fig. L.) nahestehenden Flagellaten, dem jedoch die undulierende Membran fehlt (l. c. Tafel 2, Fig. 1 u. 3). Schickt sich das Tier zur Teilung an, so geschieht folgendes (l. c. Fig. 4—12): Das Axostyl verschwindet, die geißeltragenden Blepharoplastenenden, die nun je die erst dem ganzen Blepharoplast zukommende Geißelzahl erhalten, rücken, durch einen sich verlängernden Stab vorerst verbunden, auseinander, und der Kern löst sich auf. Sein in Klumpen zerfallenes Chromatin teilt sich, den Blepharoplastenenden folgend. Zwischen den beiden Kernen bleibt ein verbindender Strang erhalten. Jetzt schnürt sich das Plasma durch. Die während des ganzen Vorgangs geißeltragenden Blepharoplasten haben ihre Zwischenverbindung verloren und gleichen dem Ausgangsstadium. Der Kern erhält seine ursprüngliche Membran, und das die beiden Kerne ursprünglich verbindende Gebilde wird nach Auseinanderweichen der Tochterzellen in jeder zum Axostyl. Man ersieht aus der *Trichomastix*-Teilung zweierlei:

1. Der geißeltragende Blepharoplast entspricht in allen Einzelheiten dem Centrosom der *Bombyx*-Spermatide, wie ein Vergleich mit Henneguys (100 u. 101) Schilderung lehrt.

2. Was Henneguy (100) für die Entstehung der Faserwurzeln anzunehmen glaubte, nämlich daß diese auf die bei der Teilung entstehenden Spindelfasern zurückzuführen sei, trifft mutatis mutandis beim Axostyl von *Trichomastix* tatsächlich zu. Dieser bildet sich aus achromatischen bei der Zellteilung entstehenden Fäden. Zellbiologisch gilt also für *Trichomastix* der Satz, daß Cilienstützpunkt und Teilungsorgan in ein und demselben Körperchen, dem Blepharoplasten, enthalten sind.

Anhang.

e) Chromidien in Flimmerzellen.

Mehr als Ausblick auf unsre Frage nach der Entstehung und Natur der Basalkörper als eine durch Tatsachen völlig gefestigte Behauptung mögen die folgenden Zeilen betrachtet werden!

Die erste Beobachtung betrifft die der Chromidien in Flimmerzellen. Ich lege zur Chromidiendefinition die darüber gegebene Auffassung Goldschmidts (71 und 72) zugrunde. Danach glaube ich folgende Tatsachen als Chromidien in Flimmerzellen deuten zu dürfen: Arnold (7) hat im Wimperepithel der Froschzunge in der Nähe des Kerns »circumnucleäre Mikrosomen« aufgefunden, welche »zweifellos«, mit »intranucleären Mikrosomen« in Beziehung gesetzt werden

müssen. Es sei hier nicht weiter verfolgt, welche Deutung dieser bekanntlich durch ALTMANNS Lehren stark beeinflußte Forscher jenen Gebilden gibt, eins sei nur festgestellt, daß die beigegebenen Figuren lebhaft an Chromidialausstoßungen aus dem Kern erinnern. FUCHS (66) fand ferner, »analog den Wimperwurzeln« unterhalb der Basalkörper der cilienartigen Zellen der Vasa efferentia der Maus eine »Mitochondria«, der GURWITSCH (80) freilich mehr die Aufgabe eines stützenden Polsters zuschreiben möchte. Der Umstand aber, daß es sich hier um einen »Fadenknäuel« handelt, von dem es leicht möglich ist, daß er mit dem sehr hochgelegenen Kern noch in Beziehung steht, läßt uns gleichfalls eher an Chromidien denken. Kann man aber diesen beiden Deutungen noch skeptisch gegenüberstehen, so glaube ich, für eine der folgenden wenigstens, den sicheren Beweis erbringen zu können, daß es sich nur um solche handeln kann. BERGEN (17) fand in Flimmerzellen aus der Trachealschleimhaut des Igels und wahrscheinlich auch des Menschen Gebilde auf, die einer Deutung als Chromidien wohl Anlaß geben, und auch die von ihm an gleicher Stelle bei der Katze dargestellten körnigen Strukturen fallen vielleicht in diese Kategorie. HOLMGREN (113) stellte »Trophospongien« in echten Flimmerzellen des Nebenhodens der weißen Maus dar. Sie bildeteten ein wahres Netzwerk — im Gegensatz zu FUCHS, der von einem Fadenknäuel spricht. Ein direkter Zusammenhang zwischen dem Trophospongium und den Cilien war nicht zu erkennen. Aber diese Behauptung wird gleich wieder abgeschwächt durch die Worte: »Hin und wieder dagegen habe ich wie Striche von Körnchen und Tröpfchen von den Trophospongien her bis an die freie Oberfläche dieser Epithelzellen verlaufend aufgefunden.« Im gleichen Objekt fand er auch Centralkörperchen (l. c. Fig. 43), die unabhängig von den Cilien sind und die nichts mit den Trophospongien zu tun haben sollen, da sie weit von ihnen abliegen. In einer früheren Arbeit hat HOLMGREN gleichfalls Trophospongien in den Lebergangzellen von *Helix pomatia,* also gleichfalls Flimmerzellen, zur Darstellung gebracht (112). Nun hat allerdings HOLMGREN später (114) gegen die Auffassung GOLDSCHMIDTS, der die Trophospongien in solchen Epithelzellen zu den Chromidien auf Grund seiner Befunde am *Ascaris*-Darm und ihrer »intensiven Färbung durch Chromatinfarben« rechnet, Stellung genommen, indem er sagt (l. c. S. 294): »In betreff der Trophospongien möchte ich GOLDSCHMIDT darauf aufmerksam machen, daß seine Auffassung von der Tingibilität der Trophospongien durch ‚Chromatinfarben' durchaus unrichtig ist.«

Diese Behauptung Holmgrens ist, wie ich feststellen konnte, sicher für das Objekt, an dem er mit am schönsten die Trophospongien zur Darstellung bringen konnte, die Lebergangzellen von *Helix pomatia*, unberechtigt. Sowohl mit Delafieldschem Hämatoxylin (Fig. 13 und 16) als mit Boraxkarmin (Fig. 14 und 15) konnte ich sie hier zu voller Geltung bringen und möchte sie deshalb unbedenklich zu den Chromidien stellen. An einer einzigen Stelle glaube ich sogar bestimmt ihren Austritt aus dem Kern gesehen zu haben, doch möchte ich diesem einzelnen Befund nicht allzu viel Gewicht beilegen (Fig. 14).

Nun begegnen wir ferner an der *Helix*-Leber einem merkwürdigen Befund. Zwischen den eigentlichen flimmerlosen Leberzellen und den cilientragenden Lebergangzellen gibt es alle erdenklichen Übergänge. Ganz allmählich nehmen die Zellen mehr kubische Gestalt an, noch bevor sie einen durch ebene Flächen halbwegs gleich rund begrenzten Kanal umschließen, tragen sie, ohne einen Zellsaum zu besitzen, schon ganz kurze, dünne, Basalkörperchen aufsitzende Cilien. An der Stelle, die später die scharf umschriebene Faserwurzel zeigt, befindet sich, und dies ist für uns das Wichtigste, eine feinste chromatische Körnelung oder Wolke. Erst später tritt der bestimmt formgebende Zellsaum, die Faserwurzel und der Chromidialapparat deutlich gesondert auf. In diesem Zustand ist sehr auffallend, daß sich auch Basalkörper — diese taten es freilich schon von Beginn ihres Auftreten an — und Faserwurzeln mit aller nur wünschenswerten Intensivität mit Chromatinfarben färbten. Man muß eben bedenken, daß diese doch nie die Schärfe von Eisenhämatoxylin erreichen können, und wird sich dann mit dem Befund wohl zufriedengeben.

Chromidialapparat, Basalkörper und Faserwurzeln sind also ihrer Natur nach gleiche Gebilde oder mit andern Worten: Letztere beide entstehen aus Chromatin. Da ferner bei den Teilungen beide Teile, die Bewegungs- bzw. Stützapparate der Cilien einerseits und Chromidien andrerseits, zu einer diffusen Masse aufgelöst werden, so ist es auch ganz natürlich, daß sie, wenn dies auch nicht im einzelnen verfolgbar ist, genetisch zusammenhängen. Gestützt wird diese Annahme weiterhin durch folgende Tatsachen:

Koltzoff hat gezeigt, daß die formgebenden Elemente der Zellen aus »Mitochondrien« entstehen. Diese »Mitochondrien« rechnet aber bekanntlich Goldschmidt (71, 72) auf Grund seiner Be-

obachtungen zu den Chromidien. Da nun die Faserwurzeln als formgebende Elemente anzusprechen sind, so ist es demnach schon von vornherein wahrscheinlich, daß auch sie aus Chromidien entstehen. Konnte auch im einzelnen der Übergang der Chromidien in Faserwurzeln oder Basalkörper nicht beobachtet werden, so glaube ich, berechtigen doch die oben angeführten Tatsachen wenigstens zur Vermutung, daß der basale Cilienapparat tatsächlich aus Kernmaterial in letzter Linie gebildet wird.

Eine weitere Beobachtung, von der ich freilich nicht weiß, ob sie in Zusammenhang mit den basalen Cilienstrukturen zu bringen ist, konnte ich an den Typhlosoliszellen von *Anodonta* machen. Hier fand ich in den Kernen entweder ein oder zwei Kernkörperchen. Die Zweizahl bildete sich aus der Einzahl dadurch, daß sich das Körperchen in der Richtung der Längsachse der Zelle hantelförmig auszog, bis die immer dünner werdende Verbindung schließlich ganz durchriß und die Körperchen sich wieder abrundeten (Schema, Fig. B). Beide lagen nun so, daß das eine ziemlich genau die Mitte der oberen, das andre die der unteren Hälfte des Kerns einnahm. Nun geschah aber manchmal, daß das obere Kernkörperchen noch mehr aufwärtsrückte, um schließlich das oberste Ende des Kerns zu erreichen, dessen Wand vorzuwölben und schließlich aus ihm auszutreten (Fig. 4*b*, *c*, *d*). Jetzt sah man es, durch seine Größe, bestimmte Eigenform und Färbbarkeit von den Granulationen wohl zu unterscheiden, immer mehr dem Cilienapparat entgegenrücken (Fig. 4*e*). Von einer bestimmten Höhe an war es aber nicht weiter verfolgbar, da es sich hier im Plasma aufzulösen schien.

Nur in dem allgemeinen Sinn der kernendogenen Entstehung der basalen Cilienstrukturen möchte ich auch Ikedas (118) Befund, der ihm freilich eine viel bestimmtere Deutung gibt, auffassen. Ikeda läßt bekanntlich aus dem Kern »Centralkörperballen« austreten und aus diesen allmählich an die Zellperipherie rückenden Gebilden die einzelnen Basalkörper entstehen. Daß Ikeda trotz seiner mangelhaften Fixierung ganz einer Täuschung zum Opfer gefallen sei, möchte ich nicht annehmen, dagegen spricht nichts dafür, daß diese Ballen gerade Centrosomen seien. Im Gegenteil deutet der Umstand, daß Ikeda neben den eigentlichen Basalkörpern echte, von einem Hof umgebene Diplosomen einmal abbildet, eher darauf hin, daß beide vollkommen als getrennte Gebilde zu betrachten sind. Für diese allgemeinere Auffassung der kernendogenen Entstehung basaler Strukturen mag auch der Befund von Fuchs (66) und mir

am Ependym sprechen. Wir fanden beide — FUCHS an einer einzigen Zelle und ich an zahlreichen — tieferliegende Basalkörper, die im Falle FUCHS teilweise schon die ersten Cilienanlagen aus sich sprossen ließen, in meinem Falle diese erst erhielten, als sie an ihre gewöhnliche Stelle emporgerückt waren. Zusammenfassend möchte ich also sagen: Basalkörper und Faserwurzeln bei Metazoen entstehen wahrscheinlich aus dem Kern. Ob mit oder ohne Hilfe des Kernkörperchens, bleibt dahingestellt. Jedenfalls sind die Basalkörper hier insofern nicht mit Centrosomen zu vergleichen, als sie bei der Teilung unwirksam sind und das Teilungsgeschäft an den Spindelpolen von ihnen getrennt bestehende, echte Centrosomen besorgen. Eine Nachprüfung, ob nicht auch bei Metazoen weitgehende Vergleichspunkte zwischen Flimmerzellen und Spermatiden vorkommen, müßte in erster Linie die sehr merkwürdige Entstehung von Nesselzellen aus Flimmerzellen bei *Anemonia sulcata*, von der IVANZOFF und PRENANT (181) berichten, ins Auge fassen. Selbstverständlich ist, daß, wenn ich nach dem Obigen einen direkten Vergleich zwischen beiden Gebilden vom genetischen Standpunkt aus ablehnen möchte, ich doch die Statik beider, die im wesentlichen, wie wir sehen werden, auf dem vom kontraktilen Plasma umgebenen festen Achsenfaden beruht, als sich durchaus ähnlich betrachte.

5. Funktion des Flimmerapparates.

A. Cilie und Basalapparat.

a) Einleitung.

Es ist leicht begreiflich, daß ein so auffallendes Phänomen, wie es die Flimmerbewegung ist, schon zu den frühesten Zeiten die Augen der Forscher auf sich lenkte, und so können wir schon ANTONIUS DE HEIDE im Jahre 1683 als den eigentlichen Entdecker derselben ansehen. Mehr als heute, zu einer Zeit, da Morphologie und Physiologie noch nicht so getrennte Wege gingen, richtete sich im Anfang des letzten Jahrhunderts die Aufmerksamkeit der Forscher auf den Zusammenhang von Struktur und Bewegung. Das Wissen ihrer Zeit über unsre Frage haben PURKINJE und VALENTIN zusammengefaßt, und es darf vielleicht der Vergessenheit entrissen werden, daß die umfassendste Erörterung des ganzen Phänomens schon von VALENTIN (226) im Jahre 1842 gegeben wurde. Nur noch ein Forscher, Th. W. ENGELMANN (45, 46, 47, 48), hat sich in diesem Geiste

mit der Frage beschäftigt. Die neuere Zeit hat eine Menge von Einzelbeobachtungen gebracht, und so möchte ich denn im folgenden lediglich den Versuch machen, diese den Arbeiten der alten Meister anzugliedern.

b) Arten der Bewegung.

Oben wurde schon erwähnt, daß es bisweilen ganz allmähliche Übergänge zwischen Flimmerzellen und Pseudopodienzellen gibt. Das gleiche gilt für die Bewegung. Es gibt ebensowohl schlagende Pseudopodien, wie uns dies z. B. Gruber (76) gelehrt hat, die in keiner Weise von den eigentlichen fließenden Filipodien sich unterscheiden, wie wir umgekehrt wie Cilien mit einem Achsenstab ausgerüstete, echte Pseudopodien bei Heliozoen antreffen. Wenn wir an dem festhalten, daß wir unter Cilien schlagende Gebilde im Gegensatz zu den fließenden Pseudopodien verstehen, so gibt es nach Valentin (226) folgende Arten der Bewegung für sie:

1. Die hakenförmige, *Motus uncinatus*,
2. » trichterförmige, » *infundibuliformis*,
3. » schwankende, » *vacillans*,
4. » wellenförmige, » *undulatus*.

Dieser Einteilung hat sich auch Engelmann angeschlossen. Die schwankende möchte ich lieber die pendelnde heißen und als neue hinzufügen:

5. die schraubenförmige, *Motus cochleariformis*.

Letztere Form hat Gruber (76) an pseudopodienähnlichen Fortsätzen beobachtet, und es scheint mir besser, eine so komplizierte Bewegung einem echten Pseudopodium abzusprechen und demnach diese Fortsätze den Cilien einzureihen.

c) Stoffwechsel.

Über die diesen Bewegungen zugrunde liegenden Stoffwechselvorgänge äußert sich Engelmann (45) auf Grund seiner Versuche, daß jede Art von Flimmerbewegung bestehen und sich eine Zeitlang erhalten kann, während weder Sauerstoff noch oxydierbare Substanz der Zelle zugeführt wird (S. 465—466). Zufuhr organischer Substanz können Flimmerzellen nach seiner Beobachtung viel länger entbehren als die des Sauerstoffs. Er folgert: »Aus den beiden fundamentalen Tatsachen, daß alle Wimperbewegung ohne Zufuhr von organischer Substanz eine Zeitlang fortbestehen kann, folgt, daß jede Flimmer-

zelle, jeder Samenfaden einen gewissen Kraftvorrat in sich aufgespeichert besitzen muß, der zur Erhaltung ihres Lebens und zur Unterhaltung ihrer Tätigkeit auf einige Zeit ausreicht. Die weitere Tatsache aber, daß zu längerer Fortsetzung der Wimperbewegung Sauerstoff unentbehrlich ist, beweist, daß der chemische Prozeß, auf welchem das Zustandekommen des Wimperspiels beruht, mit Sauerstoffverbrauch verbunden ist. Hieraus folgt, daß jede Zelle außer einem Vorrat an oxydierbarer Substanz auch einen Vorrat von gebundenem Sauerstoff besitzen muß, welcher bei der Tätigkeit der Zelle verbraucht wird. Dieser Sauerstoffvorrat reicht nur zur Bewältigung eines sehr kleinen Teiles des in der Zelle aufgespeicherten oxydierbaren Materials aus. Ist er verbraucht, so vermag ihn die Zelle durch Aufnahme gasförmigen Sauerstoffs von außen zu ersetzen. Dies lehrt das Wiedererwachen der Bewegung aus dem Wasserstoffstillstand und die Beschleunigung der im Wasserstoffstrom verlangsamten Bewegung bei Sauerstoffzutritt« (S. 466). Er sagt ferner (S. 467), daß, wenn auch die Flimmerung nicht an Sauerstoffaufnahme aus der Umgebung gebunden ist, trotzdem der Gehalt des umgebenden Mediums an freiem Sauerstoff großen Einfluß auf die Intensität der Bewegung ausübt und weiterhin, daß die in der tätigen Flimmerzelle ablaufenden chemischen Prozesse mit Säurebildung verknüpft zu sein scheinen (S. 467) und daß sie elektromotorisch wirksam sind (S. 469).

c) Autonomie der Bewegung.

Ein Phänomen, das nur im Zusammenhang mit dem Stoffwechsel der Flimmerzelle gewürdigt werden kann, ist die Selbständigkeit, mit der Wimperzellen, aus dem Gewebeverband gerissen, weiter zu schlagen fortfahren. Dieser Umstand wurde schon von älteren Autoren gewürdigt, er hat Kölliker (132), Engelmann und andre dazu veranlaßt, die Flimmerzellen rein physiologisch mit den Spermatozoen zu vergleichen und ihnen eine große Autonomie der Bewegung zuzuschreiben. Die schlagendsten Beispiele liefert die Typhlosolis der Muschel in Wasser oder Kochsalzlösung und die Rachenschleimhaut des Frosches in Lymphe. Aus Schumachers Untersuchung über die in Lymphe aufgehobene Froschrachenschleimhaut (206) ist zu ersehen, daß nach mehreren Tagen, mag sich das Epithel in einzelne, dem Kapillaritätsgesetz entsprechend kugelförmige Zellen aufgelöst oder zu Flimmerballen sich zusammengeschlossen haben, noch ungestört die Flimmerung fortbesteht.

Zu ähnlichen Ergebnissen führten meine Wärmeversuche, deren ich neun anstellte. Bei einer Steigerung der Temperatur auf im Durchschnitt etwa 35° in einem Zeitraum von 4 Stunden lösten sich zahlreiche Zellen der Typhlosolis von *Anodonta* aus ihrem Verband. Es ließen sich nun zwei Formen unterscheiden. Bei den einen hatten sich die Faserwurzeln erhalten, und das Plasma bildete um diese eine länglich spindelförmige Anhäufung (Fig. 10*b*). Diese schossen, von den Cilien wie von einem Propeller getrieben mit dem hinteren Ende voraus durch das Gesichtsfeld. Die zweite Form hatte die Faserwurzeln eingebüßt und sich vollkommen abgerundet (Fig. 10*a*). Die Cilien bedeckten entweder noch die eine Seite allein oder hatten sich — dies war wegen der schnellen Bewegung jedoch nicht mit Sicherheit festzustellen — ein wenig über die Zelloberfläche verteilt. Letztere Formen machten unter ungemein schneller Flimmerung ständig Drehbewegungen. Diese Beobachtungen legen, glaube ich, dar, daß sich unmöglich die Lebensvorgänge, wenigstens in der Metazoenzelle, auf ganz bestimmt gerichteten, »organischen Radien« abspielen können. Gilt hier schon vom Plasma, daß es trotz der starken Formveränderungen keinerlei Zeichen von »körnigem Zerfall« zeigt, sondern in starken Strömungen sich betätigt, so bleiben doppelt lebenskräftig bei allen Veränderungen der Zelle, selbst bei plasmatischem Zerfall, die Cilien.

Engelmann (45) und Peter (175) haben gezeigt, daß kernlose Stücke von Flimmerzellen sich lebhaft bewegen, der Kern also ohne Bedeutung für das Spiel der Cilien sein kann. Diese Beobachtung konnte ich öfters bei den Wärmeversuchen machen. Was die Beteiligung des Plasmas betrifft, so hat zwar Nussbaum (172) die Flimmerbewegung der Strömung desselben zugeschrieben und Bonnet (19) sagt von den größeren Zellen der Kiemen von *Mytilus edulis*, daß sie schlagen, »als ob sie sich in einem Scharniere bewegen, an welcher Bewegung das Zellenprotoplasma durch Formveränderung sich lebhaft beteiligt.« Beide Darstellungen beruhen wohl auf Irrtum. Nie kann man in Metazoenflimmerzellen eine Strömung entdecken, die stark genug wäre, um das Wimperspiel zu erklären, und bei Protozoen dient die Plasmaströmung einem andern Zweck.

Es haben ferner Kölsch (134), Pütter (189), Verworn (228) (letzterer am Peristom von *Spirostomum*) und andre gezeigt, daß bei körnigem Zerfall des Plasmas die Wimperbewegung ungestört fortdauert und in dem Augenblick erlischt, in dem der Zerfall auf die Cilien selbst übergreift. Endlich haben Peter (175), Kölsch (134),

Curt Schmidt (249) und ich beobachtet, daß die Menge der an den Cilien anhaftenden Plasmamasse ohne Einfluß auf die Intensität der Bewegung ist. Kölsch (134) sah, daß abgepreßte cilientragende Tropfen weiterschlagen, doch nicht festsitzen, sondern lebhaft schlagend unter Beibehaltung ihrer gewöhnlichen Bewegungsrichtung auf der Oberfläche des Tropfens hin und her wandern, oft büschelig zusammentretend, dann wieder auseinandergehend. Dazu kommt, daß Peter (175) und ich sahen, daß Cilien mit stark beschädigten Wimperwurzeln oder nach Entfernen derselben weiterschlagen. Peter (175) hat also den Satz aufgestellt, daß das eigentliche Zellplasma nicht das kinetische Centrum für die Flimmerbewegung sein könne. Man hat aber seinen Versuchen Mißtrauen entgegengebracht und eingewendet, daß seine Art der Zerstückelung es nicht ausschließe, daß Zellplasma an den Cilien hängengeblieben sei. Den Beweis, daß Cilien ohne Mitwirkung des inneren Plasmas schlagen können, hat aber Kölsch (134) erbracht, der beobachtete, daß bei vollständigem Abheben des Zellsaumes samt Cilien die letzteren weiterschlagen. Daß der Zellsaum nicht das kinetische Centrum sein kann, lehrt schon der Umstand, daß zahlreiche Flimmerzellen keinen solchen besitzen, ferner der, daß, wie ich durch Wärmeeinwirkung zeigen konnte, bei völliger Auflösung des Zellsaums ein sogar noch schnelleres Schlagen der Cilien sich kund tat. Peter hat einst, des Zellsaumes nicht gedenkend, das kinetische Centrum einfach den Basalkörperchen zugeschrieben da

1. bei Zerstörung des Zellplasmas und der in ihm verlaufenden Faserwurzeln die Cilien weiterschlugen,

2. vollständig, und, wie er glaubte, von den Basalkörpern abgerissene Cilien dagegen die Bewegung einstellten. Die Analogie der Spermien, die sich nur bewegten, so lange sie sich mit dem Mittelstück in Zusammenhang befanden, bestach so sehr, daß man sich im allgemeinen rückhaltlos Peter anschloß. In neuerer Zeit hat allerdings Meves gezeigt, daß Spermatozoen auch ohne Mittelstück sich zu bewegen vermögen.

Es scheint mir aber Peters Ansicht nicht ohne weiteres bewiesen. Fürs erste kann man einwenden, daß das Zerschneiden solch feiner Elemente nie ohne tiefere innere Schädigung des Objektes vor sich gehen kann, daß also Cilien, die oberhalb der Basalkörperchen durchschnitten worden seien, einfach in ihren feinsten Strukturen geschädigt worden seien. Ein zweiter Einwand dürfte der sein, daß wir bei den Protozoen trotz der sorgfältigen Arbeit Maiers (156) doch noch

zahlreiche Objekte haben, die Flimmerbewegung zeigen, ohne daß die Spur eines Basalkörperchens darin nachgewiesen worden wäre. Es sei hier nur an die Beobachtung GRUBERS (76) erinnert. Ein drittes Moment ist das, daß in zahlreichen nicht flimmernden Zellen echte Basalkörperchen nachgewiesen wurden, zum mindesten also diesen nicht stets kinetische Funktion zukommt. Fälle letzterer Art schildert HESSE (109 u. 110) bei Stiftchenzellen von Mollusken — und Arthropodenaugen, PRENANT (181) zitiert eine große Menge von Autoren, welche ähnliches gesehen haben, und stellt die Fußstücke im Darm des Salamanders dar. In Stäbchenzellen fand er sie sehr unregelmäßig gelagert, bald weit auseinander, bald nah beisammen, von verschiedener Größe und Form. Er setzt Flimmer- und Stäbchenzellen für gleichwertig. VIGNON (230) sah Basalkörper in Stäbchenzellen von *Chironomus*, FRENZEL (61) an Stäbchensäumen der Mitteldarmdrüse von *Phronima*, LÉGER und DUBOSCQ (148) bilden sie in Bürstenzellen des Grillendarms ab, PRENANT (182) sieht sie in secernierenden stäbchentragenden Sehzellen der Hirudineen und findet in diesen bei *Clepsine* sogar eine doppelte Reihe vor. HEIDENHAIN (97) stellte in Stäbchenzellen aus dem Darm der Salamanderlarve Basalkörper von biskuitförmiger Gestalt dar. Ich selbst endlich sah (Fig. 22) die Stäbchen der Schneckendarmzellen je einem Basalkörperchen aufsitzen. Um ein abschließendes Urteil abgeben zu können, müßte man wissen, ob Cilien und Stäbchensäume in einem notwendigen Zusammenhange stehen. Hierüber gehen aber die Ansichten soweit auseinander, daß ich hier wohl den Widerstreit der Meinungen zu schildern, nicht aber eine bestimmte Vermutung auszusprechen versuchen kann. Für eine Zusammengehörigkeit beider spricht folgendes:

1. Stäbchensäume kommen gerade in den entsprechenden Organen bei gewissen Tieren vor, in denen andre Flimmerzellen besitzen; als Beispiel hier nur: Mollusken- und Arthropodendarm.

2. Bei *Chironomus* läßt sich nach VIGNON (230) geradezu beobachten, wie Cilien- in Bürstenbesatz übergeht. Die starren Bürstchen haben an ihrer Spitze lange, als Cilien bewegliche Fortsätze.

3. Eben solche feinere Fortsätze der Stäbchen haben LÉGER und HAGGENMÜLLER (149) in den Vasa Malpighi von Nachtschmetterlingen und LÉCAILLON (145) in der Fliege aufgefunden. In diesen beiden Fällen sind sie aber unbeweglich, müssen also nur als starre Stäbchen angesehen werden und vermitteln demnach aufs schönste den Übergang zu VIGNONS Beobachtung.

4. Besonders der Darm der Würmer, z. B. nach MAZIARSKI (161) der Oligochäten, zeigt beide Gebilde nebeneinander, ohne daß ein Unterschied in den beiderlei Zellen zu bemerken wäre.

5. Hat MINGAZZINI (169) im Darm der *Oryctes nasicornis*-Larve Stacheln dargestellt, die aufs äußerste Cilien gleichsehen, ja beweglich zu sein scheinen und doch nur wohl als Stäbchen zu bezeichnen sind.

6. Hat HEIDENHAIN (91) an den Stäbchen des Darms der Salamanderlarve gesehen, daß sie zuweilen von verschiedener Länge sind, was ihre Kontraktilität beweisen soll, und daß sie bisweilen »zu enormer Länge, bis 5 μ« anwachsen. Ferner zeigen die mit biskuitförmigem Basalkorn ausgestatteten Fortsätze hier zuweilen eine Knickung am Zellrand oberhalb der oberen Basalkornanschwellung, sind also wohl beweglich.

7. Einen wenn auch nicht direkten, so doch durch Teilung von Stäbchensaumzellen bestehenden Übergang vermutet FUCHS (66) für die Coni vasculosi der Maus.

8. Glaubt PRENANT (181) auch darin eine Ähnlichkeit zu finden, daß die »Bordures en brosse« gleichfalls leicht vergängliche Gebilde wie der Cilienbesatz sind.

9. Wir haben gesehen, daß echte Faserwurzeln nur Flimmerzellen zukommen, und BRASIL hat, wie später geschildert wird, gesehen, daß bei gänzlichem Cilienschwund auch die Faserwurzeln vergehen. BRASIL (22) (S. 162—163) hat nun auch die interessante Beobachtung gemacht, daß im Polychätendarm, dessen echte Flimmerzellen Faserwurzeln besitzen, Stäbchenzellen vorkommen, die gleichfalls ähnliche Gebilde, wenn auch weniger deutlich, haben. Es wäre dies auch als Beweis anzuführen, daß Stäbchenzellen rückgebildete Flimmerzellen sind. BRASIL sagt:

»A côté des racines ciliaires, d'autres productions fibrillaires en connexion avec la surface épitheliale existent dans les cellules intestinales de la Pectinaire. Il y a d'abord les stries qui prolongent dans le cytoplasme d'une longeur égale à eux-mêmes les bâtonnets de la bordure en brosse. C'est là une différenciation cytoplasmique bien connue et qui paraît ici très constante. On rencontre encore dans certaines cellules — dans les cellules à racines ciliaires divergentes — à la base de la brosse de longues fibrilles qu'il est intéressant de comparer aux prolongements intracytoplasmiques des cils. La comparaison est rendue possible, ou du moins fournit des résultats valables, par ce fait que les cellules dans les quelles s'observent

les fibrilles dont nous parlons contiennent également de véritables racines ciliaires. Comme chaque fois qu'il nous a été donné de rapprocher des pièces de l'appareil ciliaire, des productions pouvant leur correspondre dans la bordure en brosse et ses dépendances, nous trouvons ici encore les mêmes caractères différenciels: dimensions réduites, absence de chromophilie pour les fibrilles se rattachant au plateau. La présence possible au-dessous des brosses de semblables fibrilles qu'on peut interpréter comme des racines ciliaires en voie de régression, fournit à Prenant (1899) un argument de plus pour considérer les plateaux striés comme des appareils vibratiles en atrophie.«

Gegen die Homologie könnte man anführen:

1. Der Umstand, daß bei manchen Tieren sich gerade an Stelle der Flimmerzellen Stäbchenzellen finden, spricht nicht für die Gleichartigkeit dieser Gebilde, sondern ist eine besondere Anpassungserscheinung.

2. Gerade die Beobachtung Vignons (230) zeigt, daß Stäbchen nur dem untersten, sowieso nicht aktiv bewegten Teil entsprechen, der besser zum Zellsaum als zur Cilie zu rechnen ist.

3. Nach Benda (15) besitzen die Lebergangzellen von *Helix* einen Borstensaum, zwischen dem die Cilien durchtreten. Beide Gebilde haben also nichts miteinander zu tun.

4. Frenzel glaubt auf Grund seiner vergleichenden Untersuchungen (61 u. 62) dem Stäbchensaum lediglich die Rolle eines Schutzdeckels für die Zelle, also eine Art spezialisierten Zellsaumes zuschreiben zu müssen.

5. Auffallend ist, daß Bürstenbesatz sich gerne in secernierenden Zellen findet, z. B. nach Meves (165) in den Harnkanälchen des Salamanders, während Cilienzellen wohl nie secernieren.

6. Manche Stäbchenzellen, z. B. die in Mollusken- und Arthropodenaugen vorkommenden (Hesse 109), haben sicher Sinnesfunktion, eine Bedeutung, die gleichfalls nie Flimmerzellen zukommt.

7. Die Bürstenzellen der Salamanderharnkanälchen besitzen einen Centralgeißelapparat nach Meves und die der Coni vasculosi der Maus nach Fuchs (66) Diplosomen, Gebilde, deren Existenz in Flimmerzellen von den meisten Forschern bestritten wird.

Mag man den einzelnen Punkten auch sehr verschiedene Beweiskraft zusprechen, eines steht doch fest, daß die Frage der Homologie beider Gebilde noch nicht entschieden ist. Nur das sei bemerkt, daß an den Lebergangzellen von *Helix* weder Heidenhain (92) noch

ich einen Stäbchensaum wie BENDA auffinden konnten, und daß, wie ich S. 355—360 zeigte, Diplosomen auch in Flimmerzellen vorkommen. Es bleibt also dabei: Basalkörperchen kommen in Flimmerzellen wie auch zuweilen in Stäbchenzellen vor, doch sind die Beziehungen der letzteren zu den ersteren noch unsicher.

Fraglich ist nun nur, welche Funktionen wir den Basalkörpern überhaupt zuschreiben müssen. Die Auffassung PETERS (175) hat EISMOND (43) dahin modifiziert, daß er sie lediglich als Widerlager bei der Bewegung auffaßte, und KUPELWIESER (140) hat sich letzterem angeschlossem. Es veranlaßten ihn dazu folgende Beobachtungen an der *Cyphonautes*-Larve:

1. War die Außencilie stets gegen die Wurzel gerade an der Stelle der Basalkörper abgeknickt.

2. Mit der Vermutung, sie als Gelenk zu deuten, läßt sich vereinbaren, daß die Basalkörper den Zwei-Cilien-Zellen des gleichen Tieres völlig fehlen, »deren Cilien bei ihrer geringen Exkursion keines solchen Gelenkes bedürfen. Dasselbe gilt von den Ein-Cilien-Zellen, die teils starr, teils mit in Ruhe bleibendem Basalteil peitschenförmig beweglich sind.«

Mag diese Deutung für das angegebene Objekt auch völlig zutreffen, so möchte ich doch auf Grund andrer Beobachtungen, besonders der, daß in völlig bewegungslosen Stäbchenzellen oft sehr umfangreiche Körper vorkommen, sie in folgende vier Klassen einteilen:

1. Die Beobachtung PRENANTS, daß in Stäbchenzellen Körper der allerverschiedensten Größen vorkommen, legt nahe, daß sie hier zu einem bestimmten Zweck resorbiert werden, also trophische Funktion besitzen.

2. KUPELWIESERS (140) Darlegung, die noch wesentlich dadurch befestigt wird, daß, wie er sagt, die Basalkörper von innen der dichteren Crusta anliegen oder ihr sogar implantiert sind, spricht für seine Deutung eines Widerlagers.

3. Da die von HEIDENHAIN (91) am Stäbchendarm des Salamanders geschilderten Basalkörper ganz unverhältnismäßig groß sind und die Stäbchen gerade dort stark zusammenziehbar und ausdehnbar sind, möchte ich sie hier Basalkörpern + Faserwurzeln gleichsetzen, sie also auch als zurückziehbare Elemente auffassen, und verweise zur Begründung dessen auf meine an Faserwurzeln angestellten Versuche.

4. GOLDSCHMIDT (73) stellte fest, daß bei *Mastigella vitrea* statt eines Körnchens an der Ansatzstelle der Cilie ein Ring vorhanden ist, durch den die zur Cilie tretende Faserwurzel zieht. Basalstücke können also auch ringförmige Gebilde sein, denen die Funktion eines Widerlagers zukommt.

Zu diesen Beispielen darf ich vielleicht auch noch folgende Beobachtungen und Erwägungen gesellen: Für Punkt 2 spricht, daß ich besonders an der Typhlosolis und der Kieme von *Anodonta* wie dem Lebergang von *Helix* stets das Basalkorn unter dem dichteren Zellsaum fand und an zahlreichen Lebendbeobachtungen an der Typhlosolis mit Sicherheit feststellen konnte, daß es völlig unbeweglich ist. Von hier an aufwärts begann aber die Bewegung und äußerte sich am Austritt der Cilie aus dem Zellsaum als ein ungemein feines Vibrieren. Eine nähere Beschreibung dieser Stelle scheint mir auch einen Beleg für Punkt 4 zu bringen. Eine Beobachtung im Leben zeigte meist — bei der ungemeinen Feinheit der Objekte mußten natürlich besonders günstige Beleuchtungs- und Lagerungsverhältnisse obwalten —, daß an diesem Platz eine etwas dunklere Stelle sich befand, die aber nicht in Form eines Körperchens scharf umschrieben war, sondern sich allmählich in den Zellsaum verlor. Das Zucken beim Schlagen sah nicht so aus, als ob es sich um eine eigentliche Bewegung handle, sondern machte mehr den Eindruck, als ob es durch abwechselnd tiefere und hellere Färbung der Stelle bei jedem Schlag vorgetäuscht würde. Man wird mir vielleicht einwenden, ich sei da durch Schlagen tieferliegender Cilien getäuscht worden, aber der Umstand, daß ich mich davon überzeugte, ob solche vorhanden waren, und aufs genaueste mit der trefflichen BERGERschen Mikrometerschraube bei 1000 bis 1500facher Vergrößerung einstellte, überhebt mich, glaube ich, dieses Irrtums. Ich möchte also den ganzen Apparat so deuten: Vom Basalkörperchen zieht der Achsenfaden, durch eine ungemein feine Scheide sich bereits bewegend, aber noch nackt, durch den Zellsaum. Dieser, die Scheide bildend, verdichtet sein Wabenwerk an der Ansatzstelle der Cilie zu einem federnden Ring. Ich habe ein Schema (Fig. J) der Cilienstruktur im Durchschnitt gegeben. Die Annahme ist, daß sich die Cilie eben nach links bewegt. Gezogene Pfeile stellen die in der ruhenden Cilie und auf dieselbe wirkenden statischen Drucklinien dar, gestrichelte die durch die Bewegung neu entstandenen mechanischen. Vorausgesetzt nun, daß 1. der Zellsaum aus Wabenwerk besteht, 2. Waben sich senkrecht zur Druckrichtung orientieren, so folgt, daß bei Links-

bewegung der Cilie etwa die mit gestrichelten Linien umschriebenen Stellen die verschiedenst gerichteten Wabensysteme aufweisen. Da ferner bekanntlich Licht, je öfters es gebrochen wird, um so mehr an Intensität verliert, gleichartig gerichtete Waben dasselbe also leichter durchlassen als ungleichartig gerichtete, so müssen selbstverständlich die umschriebenen Stellen am dunkelsten aussehen. Die linke ist im gegebenen Fall größer, fällt also besonders ins Auge. Durch den Wechsel des Schlagens entsteht die größere Stelle einmal links und einmal rechts, und dies ruft den Eindruck des Vibrierens hervor. Diese Vorstellung sei mehr als eine Vermutung denn als eigentliche Erklärung hier beigefügt. Man kann sich das obere Basalkörperchen als auch durch Plasmaverdichtung vorgetäuscht oder als ringförmige kompaktere Ausscheidungen des Zellsaums vorstellen.

Der Übergang der Cilie in den Zellsaum und ihr allen chemischen Reagentien gegenüber gleiches Verhalten mit diesem lehrt, daß beide — die Cilie natürlich nur in ihren äußeren Teilen — aus ein und derselben Substanz bestehen. Das lehrt auch die Färbbarkeit. Auch der Ring färbt sich nicht mit den Basalkörper- sondern stets mit den Zellsaum-Cilienfarben intensiver. Cilien bestehen also dem Zellsaum gleich aus einem dichten, gelatinösen, homogen aussehenden Plasma. Anders der Achsenfaden, der in Festigkeit und Färbung dem Basalkorn entspricht. Selbst wenn wir mikroskopisch nicht imstande wären, diese Differenzierung im Aufbau der Cilie zu beobachten, so müßten wir sie postulieren, da tatsächlich aus den Messungen Engelmanns (45, 46) und andrer hervorgeht, daß die Cilien rein statisch den denkbar stärksten Druckkräften ausgesesetzt sind. Ihre mechanischen Leistungen, die nach sorgfältigen Berechnungen im Verhältnis denen unsrer besten Dampfmaschinen gleichkommen, erfordern diese statische Unterlage im Bau. Wir haben also in dem Zusammenhang der weicheren umgebenden mit der harten inneren Masse das vollendetste statische Prinzip zu erblicken, das mutatis mutandis die moderne Technik, z. B. im Eisenbeton, anzuwenden versucht hat. So möchte ich denn auch mechanisch dem Achsenstab bzw. dem Basalkörper nicht die fast alleinige Rolle zuschreiben, wie ja schließlich auch im Eisenbeton dem Beton allein mehr Tragkraft zukommen würde als dem Eisen allein. Dazu nötigt mich folgendes: 1. Das Schlagen von pseudopodienähnlichen Gebilden ohne nachweisbaren Achsenfaden oder Basalkörper, 2. Das sehr leichte Durchreißen des Achsenfadens oberhalb der Basalkörper bei mechanischen und chemischen Einwirkungen. 3. Die große Widerstandsfähigkeit von Cilie und Alveolar-

saum. Möchte ich demnach den Hauptpunkt des Widerlagers an die Stelle der Verbindung der Cilie mit dem Zellsaum legen, so spricht auch manches dafür, daß das kinetische Centrum an diese Stelle und nicht in die Basalkörper gelegt werden soll. 1. Das Schlagen von Cilien ohne solche (Gruber). 2. Der allgemeine Mangel irgend einer anatomisch nachweisbaren Verbindung zur Reizübertragung von einem Basalkorn zum andern — einen einzigen solchen Fall hat Schuberg (204) bekanntgegeben. 3. Die nach den verschiedenen Autoren sehr wechselnde Lagerung des Plasmas, bald in dichtem Zellsaum, bald am äußersten Zellrand, bald unter dem Zellsaum, was schwer begreifen läßt, daß in so verschieden viskösem Plasma die Leitung sich ähnlich sei. 4. Der Umstand, daß Zellen mit den kompliziertesten Basalkörpern, wie sie z. B. Frenzel (62) beschrieben hat, keine andre Wimperbewegung zeigen als solche mit einfachen. 5. Die Quellungserscheinungen lassen sich, wie ich glaube, auch nur in diesem Sinne deuten. Ich muß zu diesem Behufe weiter ausholen. Bekanntlich ist die Schwingung pseudopodienähnlicher, wohl basalkörperchenloser Cilien meist sehr langsam. Schnell ist die der mit Basalkörperchen und Zellsaum ausgestatteten Zellen, am schnellsten die letztere bei Quellung des Plasmas und Zellsaumes. In letzterem Fall liegen die Basalkörper dem äußersten Zellrand an. Im ersten Augenblick scheint es, daß den Basalkörpern allein die wichtigste Rolle zukomme, da den Cilienzellen, in denen sie nicht vorhanden sind und die wohl die geringste Viskosität besitzen, die langsamste, den gleichfalls verflüssigten basalkörpertragenden dagegen eine gesteigerte Bewegung zukommt. Dem ist aber nicht so. Engelmann (45) und nach ihm Rossbach (194) haben gesagt, daß durch Verflüssigung des Plasmas eine leichtere Verschiebbarkeit der Moleküle eintrete, und haben so die Beschleunigung bei Quellung erklärt. Dem scheinen die schwingenden Pseudopodien zu widersprechen. Hier mag die molekulare Bewegung noch so groß sein, die Cilienbewegung ist langsam. Dies erklärt sich aber daraus, daß die Zelle wegen ihres geringen Viskositätsunterschiedes in dem umgebenden Medium nicht die nötige Eigenfestigkeit besitzt, um sich rasch zu bewegen. Es fehlt da vor allem an der Ansatzstelle der Cilie ein Fixpunkt, der die nötige Widerstandsfähigkeit für ein plötzliches Bewegen des Cilienhebelarmes hätte. Die Bewegung muß demnach langsam sein. Ja, nicht nur dies. Geht in einem Pseudopodium plötzlich irgend ein an beliebiger Stelle desselben liegender Punkt in den Gelzustand über, so kann dieser Punkt den Ansatz für einen neuen Hebelarm bilden. Bekannt ist ja

das plötzliche Abknicken von Pseudopodien und ihr Schlagen von irgend einer Stelle an. Bleibt die Gelbildung nicht konstant an einer bestimmten Stelle, sondern wechselt sie dieselbe, so entstehen die merkwürdigsten schraubenförmigen Bewegungen von Pseudopodien, die GRUBER (76) beobachtet hat. Selbstverständlich geht diese Bewegung vor sich, ohne daß an ihrem Fixpunkt ein Basalkörperchen sich gebildet hat. Daß aber in völlig verflüssigten basalkörpertragenden Zellen die Bewegung nicht verlangsamt, sondern beschleunigt wird, erklärt sich so: 1. Leichtere Verschiebbarkeit der Moleküle. 2. Hier wird im Gegensatz zu den ersteren der Ansatzpunkt des Hebels nicht geschwächt, sondern verstärkt. Die Oberflächenspannung, die hier so stark ist, daß z. B. zwei durch die Cilienbewegung kugelförmig gequollene Zellen, die mit größter Wucht umhergetrieben, zusammenstoßen, keinerlei Gestaltsveränderungen zeigen. Wir müssen uns vorstellen, daß die Oberflächenspannung hier das Basalkörperchen gewaltsam in die Ansatzstelle der Cilie hineinreißt und daß dadurch der zu einer raschen Bewegung unumgänglich notwendige Stützpunkt gegeben wird. Eine andre Erwägung führt gleichfalls zum Schluß, daß es nur die äußere Ansatzstelle der Cilie und nicht das Basalkorn sein kann, das die Cilie bewegt. Würde letzteres mit seiner Fortsetzung, dem Achsenfaden, es tun, so müßte bei auch geringer Verflüssigung, bei der der Zellsaum noch erhalten ist, die Bewegung langsamer sein, denn die Stelle des Cilienringes würde durch ihre flüssigere Konsistenz dem Schlag etwas ausweichen, seine Exkursion also erhöhen. Bei stark verflüssigter Cilie würde ferner der Achsenfaden eine Art »Schlag ins Wasser« tun. M. a. W. Die Flüssigkeit würde nicht nach der gewünschten Richtung den Schlag fortpflanzen, sondern ihm nach allen Seiten des Raumes hin ausweichen. Damit würde seine cilienbewegende Wirkung stark geschwächt, wenn nicht gar unmöglich gemacht.

Eine sechste Stütze für meine Auffassung scheint mir die Beobachtung ENGELMANNS (45) (S. 464) zu liefern, daß bei Einwirkung von Agentien, die a) den Basalkörperapparat in keiner sichtbaren Weise beeinflussen, b) das Plasma, ohne es gerade stets zur Quellung zu bringen, in einer bestimmten Weise alterieren, mehr durch »direkte Steigerung der chemischen Umsetzungen« als »durch Verbesserungen der mechanischen Bedingungen« starke Beschleunigung eintritt.

Fassen wir das oben Gesagte zusammen, so ergibt sich:

a) Sitz der Erregung der Einzelcilie ist ihre Ansatzstelle an der Zelle, gleichviel ob diese in einen scharf abgesetzten Zellsaum differenziert ist oder nicht.

b) Dieser Sitz kann in seltenen Fällen in Teilen der Cilie selbst auftreten.

c) Immer geht er vom außen umgebenden Plasma aus, nie vom inneren Achsenfaden oder Basalkörper.

d) Letztere beide dienen nur als Verstärkung des Stützpunktes und sind nicht zur Flimmerbewegung motorisch unmittelbar notwendig, wohl aber mechanisch.

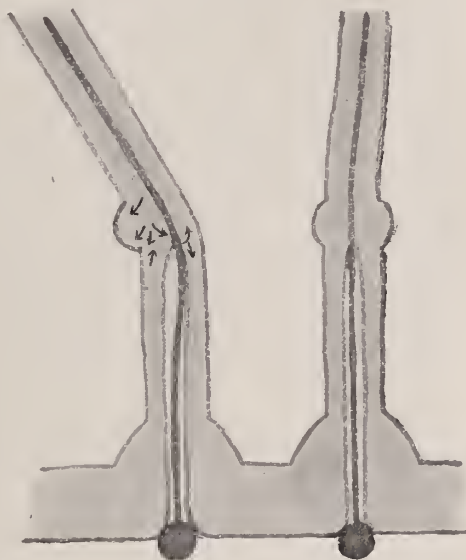
Nun wird auch, wie ich glaube, die Bewegungsmechanik der cilientragenden *Helix*-Darmzelle (Fig. 22) verständlich. Ich glaube, daß ich auch ihre Anatomie erst hier besprechen soll, da diese nur im Zusammenhang mit der Bewegung Interesse bietet und verstanden werden kann. Statt des Zellsaumes trägt der Schneckendarm Stäbchen, die — an allen oder nur manchen Stellen, wage ich wegen mangelhafter Fixierung nicht zu entscheiden — je eine Cilie tragen. Es scheinen diese Cilienanhänge überhaupt ziemlich vergängliche Gebilde zu sein. ELLERMANN (44) wenigstens konnte sie überhaupt nicht zur Darstellung bringen, sondern beschreibt die *Helix*-Darmzellen als einfache Stäbchenzellen. Der Verlauf ist nach meinen Beobachtungen folgender: Erst ein echtes Basalkorn, dann ein homogenes Stäbchen, das sich am Cilienansatz kugelig verdickt, dann die Cilie. Wichtig ist, daß die kugelige Verdickung nicht von der Substanz der Basalkörner gebildet wird, sondern aus der Substanz der Cilien und Stäbchen besteht; alle diese drei sind also eins. Die Stäbchen sind unbeweglich, also in allem dem gewöhnlichem Zellsaum zu vergleichen. Ich sage dies, ohne diesen Befund auf alle Stäbchensäume verallgemeinern zu wollen, da es bekanntlich eine alte Streitfrage ist, inwieweit beide Objekte Vergleichungspunkte bieten. Die Behauptung, das Basalkorn wäre hier der Cilienbeweger, bedarf wohl kaum der Widerlegung. Es würde, wenn es ein solcher wäre, doch sicher in der oberen Kugel liegen, um einen möglichst kurzen Hebelarm zu haben. Da in dieser aber keinerlei solche Gebilde wahrzunehmen sind, kann nur das umgebende kugelförmige Plasma der Erreger sein. Daß es hier Kugelform besitzen muß, erhellt ohne weiteres aus dem Schema. (Fig. O.)

Aus äußeren Gründen habe ich diesmal meine eignen Versuche vorangestellt, da ich glaubte, sie so am besten im Zusammenhang darstellen zu können. Ich muß nun nachtragen, daß schon die verschiedensten Forscher vorher ähnliche Gedanken hatten. GOLDSCHMIDT (73) hat ihre Namen zusammengestellt und sich selbst dieser Auffassung angeschlossen. Seine Anschauung und die KOLTZOFFS

(135, 136) lassen sich aber, wie ich glaube, besser im Zusammenhang mit der Besprechung der Faserwurzeln darlegen, und so möchte ich sie erst bei dieser Gelegenheit erörtern.

Von älteren Ansichten über die feinere Struktur der Cilien und die sie bewegenden Kräfte sei die Inotagmenlehre ENGELMANNS (47, S. 407—408) genannt, mit der aber ebensowenig anzufangen ist wie mit der Behauptung APATHYS (5, S. 698): »Cilien könnten als kontraktile Primitivfibrillen aufgefaßt werden.« Die Theorien SCHÄFERS (196) und BENDAS (letzterer zitiert nach DUBOSCQ) (38) leiden daran, daß ihnen keine sichere Beobachtung zugrunde liegt. Ersterer vergleicht die Cilien mit den Tentakeln der Acineten. Sie sollen außen eine feste Hülle und innen sehr flüssiges Plasma haben, das durch sein Strömen die Bewegung erzeugt. Letzterer führt die wechselnden Kontraktionen auf eine Zusammenziehung der »Mitochondria« zurück.

Fig. O.



Helix. Darmzelle. Schema der Cilienbewegung.
↑ Die während der Linksbewegung wirkenden Druckkräfte.

Über BENDAS »Mitochondrien« läßt sich nicht gut urteilen, solange dieser Forscher nicht mit der rein morphologischen Definition dieser Gebilde physiologische Tatsachen verbindet. SCHÄFERS Theorie entbehrt nicht nur aller morphologischen, sondern auch der rein physikalischen Grundlagen. Denkt man sich in seine Lehre hinein, so kommt man etwa zu folgenden Schlüssen: Die dünne Außenhülle der Cilie muß von einer ungeheueren Festigkeit sein. Diese muß postuliert werden, a) weil die ungemeine Schnelligkeit der Cilienbewegung — man denke daran, daß ENGELMANN mittels eines Apparates (46) bis zu 15 Schläge in der Sekunde feststellen konnte — einen ganz gewaltigen wechselnden Außendruck auf eine ohne innere feste Stütze versehene Röhre bewirkt; b) weil in gleicher Weise die

wechselnde Innenströmung, die mit großer Gewalt an den Wänden anprallt, gleichfalls eine große Festigkeit der Röhreninnenwand erfordert. SCHÄFER glaubt nun, daß z. B. selbst korkzieherartige Bewegung der Cilie durch ebensolches Fließen des Innenplasmas zustande kommt. Welche Kraft mag dazu gehören — um einen rohen Vergleich anzuwenden —, um in einen hohlen Gummischlauch eine Flüssigkeit so korkzieherartig hineinzutreiben, daß der ganze Schlauch die gleiche Bewegung annimmt! Nicht ein lokales in der Cilie vor sich gehendes Fließen oder Dichtigkeitsändern stellt sich nämlich SCHÄFER vor, sondern tatsächlich ein Ein- und Ausfließen des flüssigen Plasmas. So viel des Unmöglichen bietet uns diese Betrachtung, besonders wenn wir noch weiter die Konsequenzen verfolgen, daß wir SCHÄFERS Theorie wohl schon verwerfen können, und dies um so mehr, wenn wir uns erst erinnern, daß schon die einfachen Fließerscheinungen der Acinetetentakeln Strukturen von ziemlicher Kompliziertheit erfordern, die, meines Wissens, HERTWIG zuerst nachwies und von denen an echten Cilien auch nicht eine Andeutung gefunden wurde. Selbst wenn wir SCHÄFERS Theorie gegen seinen Willen dahin modifizieren, daß die Biegung der Cilie z. B. nach rechts durch selbständige Kontraktion der rechten Röhrenwand unter Austritt des Innenplasmas aus der Wimper in die Zelle und die Streckung durch Nachlassen der Kontraktion und unter Mithilfe von einfließendem, die Innenhöhle der Cilie prall und steif füllendem Plasma vor sich gehe, bleibt seine Theorie unerklärlich. Wie soll z. B. 15 mal in der Sekunde Plasma einen solch relativ weiten Weg hin- und herfließen? Abgesehen davon hätten wir ja damit eigentlich schon das Zugeständnis gemacht, daß das eigentlich Bewegende in der Cilie die Hülle sei. Schränkt man endlich SCHÄFERS Ansicht dahin ein, daß das innere flüssige Plasma nur durch rein lokale Strömungen in der Cilie oder durch örtliche Gel- oder Solbildungen die Cilie in Bewegung setze, so bleibt immer noch das zu bedenken: Der relativ ziemlich lange, gedachte Hebelarm von der Cilienaußenwand zum Ciliencentrum hat seinen Fixpunkt in einem mehr oder weniger flüssigen Medium, seine Wirkungsstelle an einem ziemlich festen Gebilde, zwei Momente, die sich ohne weiteres ausschließen. Ich habe mich länger bei SCHÄFERS Theorie aufgehalten, namentlich deshalb, weil sie genau das Gegenteil unsrer heutigen Auffassungen lehrt.

Erst LEYDIGS (1885) (zitiert nach GOLDSCHMIDT [73]) theoretische Erwägungen führten dazu, »zwischen etwas aktiv sich Bewegendem und passiv Bewegtem, zwischen dem halbflüssigen kontraktilen und

dem festen elastischen Element zu unterscheiden.« Diese Auffassung wurde, wie gezeigt, seitdem zur herrschenden.

Zur Erörterung der Einzelbewegung der Cilie kann noch folgende Beobachtung gefügt werden: Simroth (210), Engelmann (45 u. 47), Kühne (138), Verworn (229) — letzterer an Vorticella- und Spirostomumwimpern sowie an Ctenophorenruderplättchen —, Peter (175) und viele andre Forscher sahen an abgerissenen Cilien keine Bewegung mehr, eine Tatsache, die ich auch bestätigen kann und die Peter eben für die Lehre von der kinetischen Funktion der Basalkörper ausgenützt hat. Sie ist aber nicht beweiskräftig, da ja damit auch der Zusammenhang mit dem Zellsaum und infolgedessen wohl auch die eigentliche Ciliensubstanz zerstört ist. Für unsre Ansicht spricht dagegen gerade der Stillstand bei Zellsaumzerfall, wobei die widerstandsfähigeren Basalkörper wohl kaum alteriert werden. Auch die schon von Engelmann (45) beobachtete Erscheinung, daß bei Cilienstarre sich ein Gerinnsel bildet, die Starre aber durch Wirkung von Säuren und Alkalien bisweilen wieder aufgehoben werden kann, läßt sich so erklären, daß in ersterem Fall eine Zusammenklumpung der kontraktilen Substanz entsteht, die, erst durch den neuen Reiz wieder verflüssigt, ihre Molekularverschiebung von neuem erhält.

e) Flimmerung im Zusammenhang und Reizübertragung.

Über das Wirken des Wimperspiels im Zusammenhang war es der Forschung bisher nicht möglich, allgemeiner befriedigende Gründe anzugeben. Ich begnüge mich deshalb mit einer Einteilung der Arten der Flimmerung und der Aufzählung einiger besonders bezeichnender Versuche. Man kann also unterscheiden zwischen einem synchronen Schlagen, z. B. eine einzelne Membranelle oder ein einzelnes Ruderplättchen, und metachronen, z. B. die Summe der Membranellen. Funktionell könnte man trennen zwischen Cilien, die zur Bewegung des eigenen Körpers (Protozoen, Metazoenlarven) und solchen, die zur Bewegung von Fremdkörpern dienen (Protozoen und Metazoen). Hier kann man vielleicht unterscheiden zwischen Einführung von nützlichen (nahrungeinführende Darmepithelien) und Ausfuhr von schädlichen Stoffen (nach außen schlagendes Epithel der Bronchien der Lunge, die die Staubteilchen und andre schädliche Elemente vor dem Fallen in die Alveoli bewahren und zurückflimmern).

Ein weiteres Moment ist die sehr lange Dauer der Flimmerung der Metazoencilien, die von dem übrigen Körper getrennt sind, worauf Valentin (226), Engelmann an den verschiedensten Stellen,

Albertoni (2), Schumacher (206 und zahlreiche andre aufmerksam gemacht haben.

Auch der Wechsel der Bewegung bietet manches Interessante, besonders bei den Protozoen. Nicht nur, daß hier die einzelne Geißel plötzlich mehr als Sinnesorgan tastend denn als Bewegungsorgan schlagend sich betätigen kann, durch Ausscheiden eines Klebstoffes das Tier bewegt oder sich durch Anlagerung an das Tier wie eine undulierende Membran betätigt (letztere beiden Fälle wurden von Goldschmidt [73, S. 116—117] beobachtet) oder gar ganz zu einem Pseudopodium wird, auch der Rhythmus der Bewegung zeigt die größte Abwechslung.

Verworn (228) hat aufs eingehendste das Umschlagen der Wimpern in die entgegengesetzte Richtung, ihr plötzliches Stillstehen, das Widererwachen der Bewegung, Wallengren (235) die Bewegung der noch nicht erwachsenen Cilien geschildert. Bei Metazoen sind Veränderungen der Bewegung viel seltener beobachtet worden, da hier dieselbe mehr automatisch verläuft, immerhin sahen hier nach Engelmann (45) schon Purkinje und Valentin ein Umschlagen in die entgegengesetzte Richtung, und Engelmann (45) nahm, allerdings erst nach Einwirkung »zu konzentrierter Kochsalzlösung« wahr, daß an Kiemenepithelien »die Bewegungen auf mehreren Zellreihen erlöschen können, dann aber plötzlich an einer oder mehreren der Zellreihen die Wimpern schlagen, erlöschen und wieder schlagen können«. Verworn beobachtete, daß bei einem Einschnitt in die Pellikula bei Infusorien die Metachronie der Bewegung gestört wird, und das gleiche trat ein, wenn er bei Ctenophoren ein Ruderplättchen zurückhielt. Ich sah an *Stentor*-Cirren in Kirschgummilösung, daß sich eine Cirre zu mehreren Cilien auflöste. Ohne jegliche Schädigung der Zellpellikula sah ich, daß die Cilien vollkommen unregelmäßig durcheinanderschlugen. Wie diese Unregelmäßigkeit zu deuten sei, lasse ich dahingestellt.

B. Faserwurzeln.

a) Historisches.

Friedreich (63, 64), dem wir wohl die erste bestimmte Ansicht über die Funktion der Faserwurzeln verdanken, betrachtet sie als zur Ernährung der Zelle dienende Röhrensysteme, indem er sagt: »Nach dem, was ich namentlich an den Epithelien des Ependyms gesehen habe, schien es keinem Zweifel zu unterliegen, daß . . . . . . die Zahl der an dieser Lokalität bekanntlich in Form einfacher Linien sich

darstellenden Cilien mit der Zahl der Strichelungen im Deckelsaume« (Zellsaum ego) »und der durch die Zellen hindurchtretenden Fäden kongruierte, und es dürften vielleicht weitere Forschungen und vollkommenere Instrumente den bestimmten Beweis dafür liefern können, daß diese von der Spitze der Cilien bis zum Grunde der Zelle gehenden Linien ein System unermeßbar feiner Kapillarröhrchen darstellen, in welchen ein die Resorptionsrichtung an freien Oberflächen transsudierter Feuchtigkeitsmengen und etwa hier stattfindender molekulärer Niederschläge bestimmendes Straßensystem gegeben wäre«.

Stuart (220) hält die von ihm in den Flimmerzellen des Velums von Eolinidenlarven aufgefundenen Fasern in eigenartiger Weise für kontraktil. Durch diese Faserwurzeln, welche wahrscheinlich mit den Cilien in Verbindung stehen, soll genau in dem Augenblick, in dem die Cilienbewegung einsetzt, der Kern von den Wurzeln hin und her geschoben werden.

Simroth (zitiert nach Engelmann [45, S. 521]) hält sie gleichfalls für kontraktil. Er glaubt nach Untersuchungen an *Stentor*, daß sie durch abwechselnde muskelartige Kontraktion das Hin- und Herschlagen der Cilien erzeugen.

Engelmann (48, S. 528—533) glaubt, daß sie zur Ernährung der Cilien dienen. Seine Folgerung ist diese (S. 528): . . . »Bei allen Arten von Flimmerzellen habe ich mir wiederholt die größte Mühe gegeben, Bewegungen des Zellprotoplasmas, der Wimperwurzeln, der Wimperfußstücke, der Zellkerne oder sonst welcher inneren Zellbestandteile zu entdecken oder künstlich, durch Induktionsströme oder Stromstöße, thermische oder chemische Reize hervorzurufen, aber ausnahmslos mit negativem Erfolg.« Nachdem er somit die Auffassung ihrer Kontraktilität für beseitigt glaubt, sagt er (S. 530—531), daß man bei ihnen an Nervenfasern, besonders bei den Randwimpern von *Stylonychia mytilus*, denken könne. Doch seien chemische und physikalische Eigenschaften zwischen Nervenfasern und Faserwurzeln völlig verschieden. Achsenfäden mit Doppelbrechung und dieser Steifheit und Schwerlöslichkeit seien unbekannt. Für Stützorgane (S. 531—532) seien sie wiederum zu weich und vergänglich und würden sich zu leicht von den Wimperfußstücken lösen. Sie können also nur noch »zur Ernährung der Cilien und speziell vielleicht für ihr Wachstum, ihre Neubildung von spezifischer Bedeutung sein«.

Nussbaums (172) Darlegung ist in Kürze nicht gut wiederzugeben. Ich zitiere deshalb möglichst seinen Wortlaut, um so mehr, als es in

den verschiedenen Zitaten einfach heißt, er sei der Entdecker der Kontraktilität der Faserwurzeln, was, wie ich glaube, nicht zutrifft. An den faserwurzellosen Flimmerzellen der Harnkanälchen von *Raja clavata* glaubt er folgendes beobachtet zu haben: »Die Höhe der Zelle nimmt isochron mit dem Schlagen der zugehörigen Cilien ab und zu, die Zelle kontrahiert sich.« Er vermutet daraus schließen zu müssen, daß die Cilienbewegung durch ein Hin- und Herfließen des Zellprotoplasmas entsteht. Als zweites Objekt untersuchte er die Darmzellen von *Anodonta* und stellte hier die Kontinuität: Cilie — Basalkörperchen — Faserwurzel fest. Über diese Zellen sagt er: »Bei einem derartigen Bau der Zellen darf man sichtbare Bewegungen des Zellenprotoplasmas nicht erwarten wollen. Die in der Plagiostomenniere an lebenden Flimmerzellen konstatierten Kontraktionen erlauben aber immerhin, auch bei den übrigen Wimperzellen eine Protoplasmabewegung als Grund der Flimmerung anzunehmen, wenn wir auch darauf verzichten müssen, diese Bewegung selbst, bei der Kleinheit der in Frage kommenden Verschiebungen, zu sehen. Die gelungene Isolation von Cilie und zugehörigem Faden und die Differentiation der Fäden in zwei Substanzen, von denen die eine mit der Substanz der Cilien, die andre mit dem Zellprotoplasma dem Aussehen nach identifiziert werden darf« (er meint Basalkörper bzw. Faserwurzeln), »macht die Vermutung Engelmanns vom Zustandekommen der Flimmerung an diesen Stellen durch eine Protoplasmabewegung entlang der im Innern der Zelle befindlichen elastischen Fortsetzungen der Cilien sehr wahrscheinlich«, (Engelmann hat nie eine solche Ansicht ausgesprochen, ego), »demgemäß sind die Cilien elastische Anhänge der Zellen und werden durch innere Verschiebungen des zugehörigen Protoplasmas bewegt«.

Bei Gaule (69), dem in der Literatur zuweilen eine eigne Faserwurzeltheorie zugeschrieben wird, konnte ich nicht viel mehr finden, als daß er die in den Kiemenflimmerzellen der *Aricia foetida* vorkommenden Faserwurzeln für quergestreift hält.

Prenant (zitiert nach Fürst) (67) »gibt die Cilien als den beweglichen Teil, die Basalkörperchen als den eigentlichen Motor der Bewegung (wie Peter) und den Kegel als den chemischen Bereiter der Bewegung an.« (»Le cil est mobile; le corpuscule basal est moteur; la racine prépare chimiquement le mouvement.«) »Das Cytoplasma (Trophoplasma) bildet das nötige Kinoplasma, aus welchem der Kegel besteht«.

Nach Benda (15) bestehen die Faserwurzeln aus »Mitochondrium«, womit physiologisch natürlich nichts gewonnen ist. Nach Fürst (67)

glaubt PRENANT, daß die »Mitochondria« mit seinem »Kinoplasma« identisch ist. EIMER (42) ist der Ansicht, daß die Wurzeln Nervenfasern darstellen, ohne eine nähere Begründung dafür zu geben.

APATHY (3, 4, 5) hält die Faserwurzeln für Neurofibrillen. Im übrigen war es mir vielfach nicht möglich, zu einer klaren Auffassung über die in seinem Hauptwerk (5) geäußerten Ansichten zu gelangen. Beispielsweise führe ich hier einige Stellen aus seiner Schrift an:

S. 699: Die Fibrillen sind »graublau« bis »schwarzviolett«.

S. 703: Die Basalkörperchen sind »dunkelkirschrot« und sollen wegen dieser intensiveren Färbung sich deutlich von ersteren abheben.

S. 699: Das Basalkorn ist »nicht dicker« als die Neurofibrille.

Schema (Fig. M): zeigt es halb so dünn wie diese.

Schema (Fig. M): Die »grauvioletten« Fibrillen sind ganz hell, das »dunkelkirschrote« Basalkörperchen fast schwarz gezeichnet.

S. 699 hält er »eine intracelluläre Fortsetzung« der Cilie »nicht für ausgeschlossen«.

S. 704 kann er «genaueres über die Form« dieser Fortsetzung zwar »schwer entziffern«, beschreibt aber trotzdem an ihr, daß sie »sich verdickt und dann einschnürt«.

Im Schema alternieren Cilien und Faserwurzeln (Fig. M)

S. 704: »ist die Möglichkeit nicht auszuschließen, daß letztere doch in die Fortsetzungslinie der Cilien fallen.«

Nur der Vollständigkeit halber und aus dem Grunde, weil APATHY auf Grund seiner Goldchloridmethode an der Typhlosolis, also mit der gleichen Methode am gleichen Objekt zu einer von der meinigen so verschiedenen Ansicht kam, möchte ich hier versuchen, die Grundzüge seiner Auffassung zu geben. Im übrigen und zur allenfallsigen Klärung obiger Zitate verweise ich auf sein Werk.

APATHYS Färbung mit Goldchlorid ergab eine diffuse Färbung von Cilie und Zellsaum. Dennoch glaubt er die Cilie durch ihn hindurchtreten gesehen zu haben. Im Plasma setzte sie sich noch etwas fort. Neben einer jeden solchen Fortsetzung, also zwischen den Cilien, lag ein sehr feines dunkles Körnchen, von dem ein Fädchen zu einem zweiten hinabzog, von dem wiederum eine Faser ausging. Diese gleichfalls deutlich gefärbten Fasern liefen zusammen und vereinigten sich in einem geschlängelten, am Kern vorbeiziehenden Endfaden. Ein Austritt desselben an der Basis der Zelle wurde nicht beobachtet. Der ganze Faserapparat, also Endfaden, Fasern und

Körnchen, besteht aus Nervenprimitivfibrillen. Den Beweis dafür liefert Apathy (5) die gleich intensive und gleichgeartete Färbung mit Goldchlorid. Da aber nach Apathy die Nervenprimitivfibrille »leitendes Element des Nervensystems« ist, so kommt diese nervös leitende Eigenschaft den Faserwurzeln zu.

Kupelwieser (140) glaubt, daß den Faserwurzeln die Funktion von »Richtstäben« zukomme. An den von ihm studierten Zellen der Corona der Larve von *Cyphonautes* dringt die Faserwurzel in den spitz zulaufenden unteren Fortsatz der Zelle ein. »Die Stammfaser läßt sich bis zum Coronanervenbündel verfolgen, mit dem sie in innigen Kontakt tritt.« Viele Nervenfibrillen ziehen zu je einer Stammfaser hin. »Die Stammfaser tritt nur mit ihrem Ende in Kontakt mit den Fibrillen; ob sie dort von ihnen umsponnen wird, oder ob die Fibrillen hier inserieren oder in die Stammfaser eintreten, entzieht sich der Beobachtung.« Die Verbindung: Nervenfaser-Wurzelfaser ließe sich vielleicht erklären, wenn man die Wurzeln nicht selbst als leitende Fasern, sondern als Richtstäbe auffassen würde, die die herantretenden Fibrillen in bestimmte, von einander isolierte Bahnen, also nach der Cilie leiten sollen. »Damit ließe sich auch die bis jetzt plausibelste Auffassung der Wurzeln, an die kein Nervenzutritt konstatiert werden konnte, als rein mechanische Verankerungen der Cilien im Zelleib (Eismond) wohl verbinden.«

Fürst (67) hält den sogenannten Haarapparat an den Haarzellen der Crista acustica des Lachses, bestehend aus Haar, Scheibe und Conus, den ich oben beschrieb, für ein »Empfindungsorgan der Haarzelle«, doch haben diese Zellen wahrscheinlich nichts mit Flimmerzellen zu tun.

Eine französische Auffassung — es ist mir nicht mehr erinnerlich, wer sie aussprach — besagt, daß die Faserwurzeln zum Halt der Cilien gegen den Überdruck im Plasma dienen, der durch Nahrungsspeicherung in Darmzellen noch erhöht wird.

Vignon (230—232) hält die Faserwurzeln lediglich für bestimmt gerichtete Teile des Protoplasmanetzes. Brasil (22, S. 162) sagt: »Leur présence ailleurs qu'au pied des cils, leur absence possible à la base de ceux-ci conduisent Vignon (1902) à réduire beaucoup l'importance des racines ciliaires: ce ne sont plus que des portions régularisées du réseau cytoplasmique, elles ne constituent pas un organe moteur.«

Brasil (22, S. 162) sagt auf Grund seiner Studien an Polychäten, in deren Verdauungsapparat er sehr schöne Faserwurzeln darstellen

konnte, über ihre Bedeutung folgendes: »De mes recherches je ne conclurai pas que la racine ciliaire possède une fonction nutritive, nerveuse ou motrice, mais je déduirai qu'elle est nécessaire à l'existence du cil puisque sa disparition est suivie de la dégénérescence de ce dernier. Du fait aussi que les racines ciliaires présentent un maximum de développement dans les éléments de la gouttière intestinale, éléments qui ne sont ni des appareils d'absorption et dont le rôle paraît étroitement confiné à la production de courants dans la cavité digestive, je déduirai encore ceci, que l'importance massive des racines ciliaires est en relation directe avec l'activité de la partie mobile de l'appareil vibratile, c'est-à-dire avec l'activité du cil proprement dit.«

Maier (156) vermutet mit besonderer Berücksichtigung der Verhältnisse bei den Membranellen und Cirren der Infusorien, daß die basalen Fortsätze lediglich »die Funktion von Stützgebilden« haben. Dem Einwand, als ob die in das nachgiebige Innenplasma sich erstreckenden Gebilde dort nicht genug Halt für diese Aufgabe hätten, begegnet er mit dem Vergleich des Segelschiffs, dem durch seinen verlängerten Kiel gleichfalls mehr Halt verliehen würde, wenngleich derselbe ebenfalls nur eine Flüssigkeit zum Anhaltspunkt hätte.

Schuberg (203) hat sich meines Wissens nicht positiv über diese Frage geäußert. Für ihn steht nur soviel fest, daß die Basallamellen, wie sie sich bei *Stentor* finden, sicher keine kontraktilen Elemente sind, da ihnen hierzu im flüssigen Protoplasma die nötige Ansatzstelle fehlt.

Für Heidenhain sind die Faserwurzeln der Metaoenzellen Stützorgane.

Lenhossék (zitiert nach Henry (103) und Fürst (67)) gibt keine bestimmte Erklärung für ihre Bedeutung, hält sie aber der Struktur nach für varikös.

Metalnikoff (162) hält die Gebilde für nervös gleich Apathy. Bei ihm reichen die Fasern bis zur Basis der Zelle. In einem einzigen Fall glaubt er eine Verbindung mit zutretenden Nerven gesehen zu haben. Die Cilien alternieren mit den den Wurzeln aufsitzenden Knöpfchen.

Polowzow (179) S. 385 glaubt, daß die Faserwurzeln von *Anodonta* vielleicht in ähnlicher Weise zur Secretausstoßung dienen wie die Fasern im *Lumbricus*-Darm.

Ich glaube hier erwähnen zu müssen, daß mit Ausnahme von Stuart (220) und Nussbaum (172), die ihre Beobachtungen am Leben,

allerdings noch mit sehr unvollkommenen Hilfsmitteln gemacht haben, keiner der genannten Autoren auf Grund einer bestimmt gerichteten Wahrnehmung, besonders am Lebenden, oder eines Experimentes sich seine Anschauung gebildet hat. Es sind dies also lediglich Deduktionen, denen eine tiefere Grundlage fehlt.

Die Histologie des Geißelapparates der *Mastigella vitrea*, an der Goldschmidt (73) seine biologischen Studien machte, habe ich geschildert, ich gehe also jetzt zu diesen selbst über.

Goldschmidts Beobachtungen (73) möchte ich, obwohl auf ihnen vom Autor bereits auch eine Bewegungstheorie der Cilien überhaupt aufgebaut wurde, die den Grund zu den oben angeführten Äußerungen legte, erst hierherstellen, da sie nicht wohl in zwei Teile zu trennen sind.

Goldschmidts Worte lauten also (l. c. S. 102—106): »Das was bei ihrem Studium« (sc. der Geißel der *Mastigella*) »zunächst in die Augen fällt, ist, daß sie uns in zwei ganz verschiedenen Formen vor Augen tritt, wie Fig. 2 und 3 zeigt. Im einen Fall erscheint sie als ein dünner Faden von Körperlänge und darüber, im andern als eine ziemlich kurze, starre Borste. In ersterem Zustand finden wir sie hauptsächlich bei Tieren im Ruhezustand (Fig. 2) und bei fressenden Tieren (Fig. J), in letzterem teils bei ruhenden und stets bei wandernden Tieren. Im ausgestreckten Zustand sehen wir die Geißel an irgend einer Stelle aus dem Ectoplasma entspringen. An ihrem Ursprung liegt stets ein stark lichtbrechendes Körnchen. Diese Stelle nimmt keine bestimmte Lage ein, sondern wird durch die Bewegungen des Ectoplasmas bald hierhin, bald dorthin verschoben, bald auf einen nicht markierten Punkt der Oberfläche, bald auf die Spitze eines Pseudopodiums. Der Geißelfaden selbst hängt in diesem Zustand schlaff in das Wasser und führt oft lange Zeit keine Bewegung aus, abgesehen vom passiven Flottieren. Nur hie und da führt er einen plötzlichen, aber recht matten peitschenartigen Schlag aus, um dann wieder stillzuliegen. Charakteristisch ist, daß in diesem Zustand das äußerste Ende der Geißel stets ösenförmig umgebogen oder zu einem plasmatischen Klümpchen verdickt ist, wie die Fig. 33 zeigt, die die Geißelspitze in drei verschiedenen Typen darstellt. Bei fressenden Tieren . . . hängt die Geißel in diesem Zustand irgendwo seitlich an der Körperoberfläche und führt überhaupt keine Bewegung aus (Fig. J). Von einer Funktion der Geißel kann in diesem Zustand wohl keine Rede sein.

Anders, wenn sie die borstenartige Form zeigt, ein Zustand, in

dem sie außer der Kürze wesentlich dicker erscheint. In dieser Form liegt sie nie ruhig, sondern befindet sich stets in aktiver oder passiver Bewegung. Die erste besteht entweder in einem ruhigen Hin- und Herpendeln mit einer Amplitüde von 180°, wobei das ganze Organ bortenartig starr bleibt. Dazwischen wird einmal wieder die Stellung zum Körper durch einen schnellen Schlag um 180° gewechselt. Der Schlag ist dann so, wie wenn man eine gespannte Gerte schnicken läßt. Hie und da werden aber auch ein paar schnelle peitschenartige Schläge ausgeführt. Die passive Bewegung wird durch die ständige Verschiebung des Ectoplasmas bedingt, die die Geißel immer auf der Wanderung erscheinen läßt. —

Bei einem auf der Wanderung befindlichen Tier sitzt die kurze Geißel dagegen stets auf der vordersten Spitze des vorankriechenden Ectoplasmazapfens. Sie wird dabei meist starr in die Bewegungsrichtung gestreckt und bei schnell wandernden Tieren überhaupt nicht bewegt. Ist die Wanderung aber verlangsamt, so pendelt sie auch hier hin und her und wird von vorfließendem Ectoplasma bald mehr nach rechts, bald mehr nach links geschoben.« Im folgenden schildert GOLDSCHMIDT die basalen Strukturen der Geißel und fährt fort (S. 106): »Die Elastizität, die der ganzen Einrichtung zukommt, erhellt sehr schön aus Präparaten, in denen das Tier gerade in dem Moment abgetötet wurde, in dem es im Begriff stand, seine Richtung zu ändern: dann erscheint die Geißelwurzel in elegantem Bogen in die neue Richtung gekrümmt«. (Fig. M) (ego Fig. P). »Nach dieser Schilderung brauche ich wohl gar nicht weiter zu betonen, daß die lange schlaffe Form dieses Wurzelapparates der Geißel durch Ausstoßung aus der borstenartigen Form hervorgeht.« Nachdem GOLDSCHMIDT an andrer Stelle dann (S. 118—119) die theoretischen Ansichten über den Bau der Cilie, die Entdeckung der Achsenfäden und darangeknüpfte Folgerungen der verschiedenen Forscher besprochen, fährt er fort (S. 119—120): »Meine oben geschilderten Beobachtungen an *Mastigella vitrea* liefern nun dieser Auffassung« (gemeint ist die des kontraktilen Außenplasmas und des festeren Achsenstabes), »wie ich glaube, eine weitere Stütze. Wenn wir die Geißel der *Mastigella* im kurzen borstenartigen Zustande starrer und dicker fanden als im langen ausgestreckten Zustande, in dem sie schlaff herunterhing, und wenn wir dazu den

Fig. P.



Mastigella Geißel (nach GOLDSCHMIDT).

eigenartigen oben geschilderten Wurzelapparat nehmen, so müssen wir dem Ganzen wohl folgende Deutung unterlegen. Die Geißel besteht aus einem elastischen Achsenfaden, der von einer Protoplasmahülle überzogen ist. Dieser Faden hat eine beträchtliche Länge und wurzelt im Entoplasma. Ist das Entoplasma weit von der Geißelursprungsstelle zurückgezogen, so liegt der Achsenfaden zum größten Teil innerhalb des Protoplasmas, wie es tatsächlich die Beobachtung zeigt (Fig. 32)" (ego Fig. K). »Da die Geißel aber im höchsten Falle so lang sein kann wie der Achsenfaden, wie ohne weiteres aus der Dynamik der Flüssigkeiten hervorgeht, wie es besonders klar Koltzoff (1906) entwickelte, so haben wir eine kurze Geißel, die deshalb aber ziemlich dick erscheint, weil um den Achsenfaden das Geißelprotoplasma in seiner gegebenen Menge sich anhäuft. Nähert sich aber das Entoplasma dem Geißelursprung, so wird der Achsenfaden ausgestoßen und dementsprechend verlängert sich die ganze Geißel, da das ihn umgebende Protoplasma jenem Faden adhäriert. Ist der ganze Faden ausgestoßen, so hat die Geißel ihre maximale Länge erreicht; sie muß jetzt natürlich dünner erscheinen, weil die gleiche Plasmamenge sich auf viel größeren Raum verteilt. Ihre geringere Kontraktionsfähigkeit erklärt sich aus dem gleichen Grunde, gleichzeitig ein schönes Beispiel dafür, daß der Sitz der Bewegung in der äußeren Plasmahülle liegt. Die Unfähigkeit zu schnellen energischen Schwingungen im ausgedehnten Zustande erklärt sich aus der Elastizität des Achsenfadens, dessen Eigenschwingungen ja von seiner Länge abhängig sind. Nach dem vorhergehenden muß die Scheide, die den Achsenfaden in zurückgezogenem Zustande umgibt, als eine Art von Führung angesehen werden, und das gleiche gilt für das basalkörperartige Korn an der Geißelbasis, das wohl sicher die Form eines Ringes hat. Es ist dann aber nicht nur Führung, sondern auch Widerlager für die elastischen Eigenschwingungen des Achsenstabes. Ich glaube, es möchte sich lohnen, diesen Gedankengang auch auf die Flimmerzellen auszudehnen, und es sollen auch diesbezügliche Versuche ausgeführt werden.«

c) Eigene Versuche.

Herr Dr. Goldschmidt, der hiermit schon die Vermutung ausgesprochen hatte, daß die Faserwurzeln bei den Metazoen eine ähnliche Bedeutung haben, gab mir, als ich eben *Anodonta* untersuchte, den Rat, die Zellen der Typhlosolis, die bekannt wegen ihrer herr-

lichen Wurzeln sind, in Wasser und in einer wässerigen Kirschgummilösung zu untersuchen.

Der ihn hierzu bestimmende Gedankengang war etwa folgender: Ist die auf Grund der *Mastigella* Beobachtung gemachte Deutung richtig, so kann die Verkürzung der Cilien nur die Bedeutung haben, ihren mechanischen Effekt zu ändern, d. h. verkürzte Cilien schlagen nach dem Pendelgesetz schneller und entwickeln dadurch größere Kraft. Von biologischer Bedeutung kann dies nur sein, wenn ein größerer Widerstand zu überwinden ist. Dieser Fall tritt ein, wenn man die Cilien in ein dichteres Medium bringt. Ein solches, zugleich völlig unschädliches Medium ist bekanntlich die Kirschgummilösung, die man auch verwendet, um Infusorien am schnellen Schwimmen zu verhindern.

Nachdem einige Versuche aus rein technischen Gründen mißglückt waren, zeigte sich jedesmal, daß in Kirschgummi die Cilien eine bedeutende Verkürzung erlitten. Ich möchte hierbei erwähnen, daß ich bei meinen allerbesten gelungenen Beobachtungen weder von der Untersuchung GOLDSCHMIDTS Kenntnis hatte noch irgendwie von vornherein ein bestimmtes Ergebnis forderte, sondern ganz unbefangen meine Untersuchung ausführte. Erst dann las ich die *Mastigella*-Ergebnisse und wurde mir der theoretischen Bedeutung der Cilienverkürzung bewußt. Auf den Rat von Herrn Dr. GOLDSCHMIDT dehnte ich diese ersten Versuche weiter aus und erstreckte sie auf folgende Objekte:

1. Von den Zellen der Typhlosolis wurden im Leben
   a) 111 Messungen in Wasser und
   b) 83 in Kirschgummi unternommen. Gemessen wurde bei 1000facher Vergrößerung.

2. Mehrere in Wasser bzw. Kirschgummilösung befindliche Typhlosolisstückchen wurden in diesem Zustand fixiert. Es geschah dies, um die genaue Länge der Cilien und ihrer Verkürzungen, die im Leben natürlich nicht so gut beobachtet werden konnte, zu ermitteln. Die folgenden Messungen beziehen sich alle auf Sublimat — 2 Teile Eisessigfixierung und Eisenhämatoxylin- oder Goldchloridfärbung bei 5 μ Schnittdicke. Es wurden in jedem Zustand je 100 Messungen an den schmalen wie den breiten Zellen vorgenommen, im ganzen also 400. Die Vergrößerung war jedesmal 1500fach.

3 Als faserwurzellose Zellen wurden untersucht die Flimmerzellen der Rachenschleimhaut des Frosches, um an einem solchen Objekt die andern Ergebnisse zu kontrollieren. Die Vergrößerung

war dabei 1500fach. Die Messung geschah im Leben. Sie erstreckte sich auf je zwölf Beobachtungen.

4. *Frontonia*-Körpercilien ohne Faserwurzeln. Da die Tiere ausstarben und das Objekt sich als nicht besonders geeignet erwies, wurden nur zwei Messungen in Wasser und eine in Kirschgummi ausgeführt.

5. Cilien mit Basallamellen. Als Objekt dienten die Membranellen der adoralen Wimperspirale von *Stentor coeruleus* im Leben. Wegen der Beweglichkeit des Tieres konnte selbst mit Kreuzsticheinstellung keine überzeugende Beobachtung gemacht werden.

6. Pressung von *Anodonta*-Typhlosolis, um das Verhalten des Plasmas zu studieren und den Achsenfaden zu ermitteln.

7. Erwärmung der Typhlosolis. Durch Erwärmung wurde der Reibungswiderstand des umgebenden Wassers, noch mehr aber der des Zellplasmas herabgesetzt, da die Zelle bei der Wärmeeinwirkung bekanntlich aufquillt, d. h. umgebende Flüssigkeit aufnimmt und so ihre Viskosität bedeutend herabsetzt. Im ganzen wurde also der Widerstand des umgebenden Mediums auf die Zelle relativ erhöht.

8. Untersuchung der wurmförmigen Spermatozoen von *Paludina vivipara* in reiner physiologischer Kochsalzlösung und in stark verdünnter. Es ist dies die Wiederholung eines bedeutsamen Versuches von Duboscq (38), der später näher geschildert werden soll.

Die Ergebnisse der letzten drei Versuche werden im Zusammenhang besprochen werden. Ich gehe also jetzt zur Besprechung der einzelnen Versuchsreihen über:

1. Untersuchung der Typhlosolis im Leben.

Mit einem scharfen Skalpell wurde ein Längsschnitt durch dieselbe gemacht und die eine dadurch gewonnene Hälfte so gelegt, daß die am Rand gelegenen Zellen möglichst hoch, also möglichst nahe dem Deckgläschen zu liegen kamen, um von der Immersion ohne Pressung erreicht zu werden. War auch nicht mit Sicherheit zu bestimmen, welche Gruppe von Zellen dabei in Sicht kam, so habe ich doch, nach der Gestalt der Typhlosolis zu urteilen, Grund anzunehmen, daß es schmale Zellen waren aus der Nähe des Übergangs in die breiten, da wo mit der Umbiegung zuweilen eine stärkere Vorwölbung der Zellreihe nach außen verbunden ist. Die Ergebnisse der Verkürzung deuten — mit fixiertem Material verglichen — gleichfalls an, daß es sich um schmale Zellen handelte. War der Schnitt genau in der Längsrichtung geführt, was möglichst erstrebt wurde und sich leicht machen ließ, so war dadurch Gewähr gegeben, daß

der Schlag genau senkrecht zur Richtung der Beobachtung erfolgte, die Cilien blieben dadurch in einer Ebene, und Trugbilder waren somit ausgeschlossen. So konnte mit Hilfe des Kreuzstiches und der Mikrometerschraube, deren Anwendung infolge kleiner Verschiebungen durch die zugesaugten Flüssigkeitsströme nötig wurde, immer ganz genau die gleiche Stelle in beiden Füssigkeiten beobachtet werden. Daß natürlich nur ganz normales unzerstörtes Material zur Untersuchung kam, ist selbstverständlich. So wurden denn die am Vormittag den Tieren entnommenen Zellen meist nur bis in die ersten Nachmittagsstunden hinein untersucht, da sich bald Bakterien in reicher Zahl einstellten, die pathologische Verhältnisse befürchten ließen. Selbstverständlich war eine genaue Längenbestimmung im Leben nicht möglich. Die ungemein rasch sich bewegenden Cilien bildeten einen hellen Saum, der gerade gemessen wurde, und so konnte der Umstand, daß die Cilien nicht steif, sondern mehr in ihrer ganzen Länge wellenförmig schwingen, nicht berücksichtigt werden. Machten die Cilien wirklich nach Kirschgummieinwirkung den Eindruck, als ob ihre Eigenkrümmungen nun stärker wären, so wurde ihnen lieber in diesem Zustand an Länge etwas zugegeben. Erwägt man ferner, daß nach längerer Kirschgummieinwirkung, obwohl sich dieser vielleicht ungleich verteilt hatte und somit manche Stelle von ihm verschont blieb, trotzdem gemessen wurde, so wird man leicht erkennen, daß es sich bei meinen Angaben eher um Minima als um Maxima der Verkürzungen handelt. Um möglichst klaren, ungetrübten Untergrund für die Untersuchung zu bekommen, wurden nicht nur Tiere benutzt, die manchmal selbst ein paar Monate gehungert hatten, sondern der Darm wurde noch obendrein auf dem Objektträger abgespült. Besonderen Wert möchte ich darauf legen, daß es sich bei der Verkürzung nicht um einen krankhaften Prozeß handeln kann. Bis zu sechsmal konnte ich dieselbe an ein und derselben Stelle erzielen und jedesmal dieselbe zur normalen Länge bei normalem Schlag durch Kirschgummientziehung und Wasserzusatz wieder emporführen. Da, wie gesagt, absolute Zahlen nicht gegeben werden konnten, so schien es mir auch überflüssig, die absoluten Längen genau auszurechnen. Daß es sich um ein Objekt hier handelt, das groß genug ist, um gemessen zu werden, weiß jeder. Nicht möglich ist die Bestimmung der Kirschgummiviskosität, die auf die Zellen einwirkt, da an denselben doch immer so reichlich Wasser hängenbleibt, daß sie durch dasselbe stark verdünnt wird. Ich lasse, nachdem ich so die verschiedenen Fehlerquellen geschildert,

Tabelle III.

Typhlosolis von *Anodonta* im Leben.

Versuch	Wasser	Kirschg.	Versuch	Wasser	Kirschg.
1	33	25	33	31	25
2	35	27	34	32	25
	35		35	30	23
3	32	28		30	
4	30	25	36	30	25
5	30	25		31	
6	32	25	37	32	25
	34		38	31	25
7	33	30	39	32	25
8	30	25		32	
9		25	40	32	25
10	32	28		31	
	32		41	31	22
11	32	25	42	30	25
12	30	28	43	30	20
13	30	24	44	30	20
	31		45	30	25
14	35	28	46	30	23
15	32	30		30	
16	32	26	47	30	23
17	32	23		30	24
18	30	27		30	20
19	32	20		32	27
20	30	25	48	30	20
21	30	22		30	22
	30			30	
22	33	20	49	30	23
23	32	22		30	
24	30	20	50	30	25
25	27	22	51	30	25
26	32	25	52	32	25
27	35	25	53	32	
	35		54	30	27
28	30	23	55	32	25
29	30	25		32	23
	32			30	
30	30	23	56	31	25
	30			30	
31	33	20	57	30	26
	33		58	30	23
32	30	23		30	25

Versuch	Wasser	Kirschg.	Versuch	Wasser	Kirschg.
	30			30	
59	30	25	66	30	23
	30	25		30	
	30		67	30	20
60	30	20		30	25
	25			30	23
61	32	24		30	20
	32			30	23
62	30	25		30	25
63	30	20	68	30	23
	30	25		30	25
	30		69	30	20
64	30	25		27	
	30		70	30	20
65	30	23		30	

die Tabelle selbst folgen, die sich bezieht auf 70 verschiedene Stellen von 70 Typhlosolisstückchen, die in 111 Fällen in Brunnenwasser und in 83 Fällen in einer Kirschgummilösung untersucht wurden.

Die Summe der Länge der in Wasser untersuchten Cilien beträgt:

3418.

Die Länge der Einzelcilie ist:

$$3418 : 111 = 30{,}79.$$

Die Summe der Länge der in Kirschgummilösung gemessenen Cilien beträgt:

2009.

Die Länge der Einzelcilie ist:

$$2009 : 83 = 24{,}21,$$

damit ergibt sich eine Verkürzung von:

6,58

oder, in Prozenten ausgedrückt, von:

21,39 %.

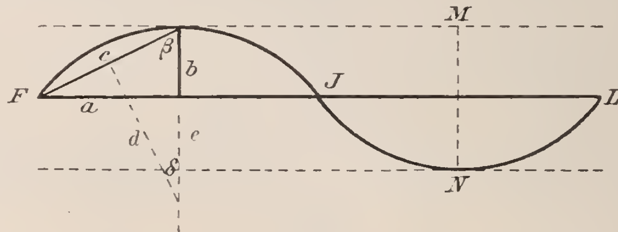
Bevor ich auf die Messungen eingehe, die in fixiertem Zustande gemacht wurden, möchte ich folgendes vorausschicken: Stückchen Typhlosolis wurden in einer zähflüssigen Kirschgummilösung etwa 10 Minuten bis $^1/_4$ Stunde gehalten und dann plötzlich mit Sublimat-Eisessig übergossen. Alle dann gemachten Präparate wurden entweder

mit Eisenhämatoxylin oder Goldchlorid gefärbt. Im allgemeinen waren erstere etwas günstiger. Die Schnittführung geschah quer durch die Typhlosolis. Dadurch geschah es zwar, daß der fixierte Cilienschlag nicht in einer Ebene lag, dagegen bot diese Art des Schneidens den Vorteil, zweierlei Arten von Zellen, die dicken und dünnen, auf einem einzigen Schnitt beisammen zu haben. Um eine Täuschung durch Schrägliegen der Cilie zu vermeiden, wurden nur solche Wimpern zur Messung herangezogen, die bei feinster Mikrometereinstellung in ihrer ganzen Länge sichtbar waren. Obwohl die angegebene Art der Fixierung sich als die beste erwies, konnte doch wahrscheinlich nicht ganz genau die Form der Cilie fixiert werden, die sie im Leben besitzt. Sie glich stets einer sanft geschwungenen Wellenlinie. Anfangs maß ich sie so, daß ich eine Gerade von der Basis bis zur Spitze maß und die beiden Ausbuchtungen als Kreissegmente betrachtete. Dadurch ließ sich die Länge der ganzen Cilie durch Addition beider Kreisbögen errechnen[1].

---

[1]) Ich gebe diese Methode, obwohl ich von ihr abkam, hier wieder, da sie, wenn sie auch bei so kleinen Objekten, die viel gröbere Fehlerquellen enthalten, sich nicht lohnt, für Messung langer Geißeln doch die bequemste und genauste sein dürfte. (Fig. Q.)

Fig. Q.



FL wird gemessen als Länge der Cilie. MN wird gemessen.

$a = \frac{FL}{4}$; $b = \frac{MN}{2}$.

$ctg \cdot \sphericalangle \beta = \frac{b}{a}$; $\sphericalangle \alpha = 180^\circ - (\sphericalangle \beta + 90^\circ)$.

In $\triangle d \frac{c}{2} e$ ist $\sphericalangle \delta = \sphericalangle \alpha$, da $\triangle d \frac{c}{2} e$ und $\triangle abc$ ähnlich (ein rechter $\sphericalangle$ und $\sphericalangle \beta$.) Da $\frac{c}{2}$ bekannt, ist e zu errechnen aus:

$\sin \sphericalangle \beta = \frac{e}{\frac{c}{2}}$; $c = r = \sin \sphericalangle \beta \cdot \frac{c}{2}$.

Der Kreis ist $2r\pi$; Kreisbogen $FJ = 2r \cdot \pi \cdot \frac{4 \cdot \sphericalangle \delta}{360}$.

Die Cilienlänge ist: $2r\pi \cdot \frac{4 \cdot \sphericalangle \delta}{360} \cdot 2 = 2r\pi \cdot \frac{\sphericalangle \delta}{40}$.

Später begnügte ich mich damit, den geraden Abstand von der Geißelspitze bis zur Basis zu messen. Sehr stark gekrümmte Cilien wurden entweder nicht berücksichtigt oder ihnen einige Teilstriche zugerechnet, oder die Bögen wurden an ihnen nachgemessen. Am besten fixiert waren die dicken Cilien, bei denen größere Genauigkeit erzielt wurde. Durch den Umstand, daß ich Tausenden von Zellen nur die allergünstigsten und vollkommen unverletzte mit

Tabelle IV.

a) 200 Messungen dicker Cilien, die in Wasser und Kirschgummi fixiert wurden.

W.	K.	W.	K.	W.	K.	W.	K.
36	32	33	30	33	28	35	28
34	30	35	31	34	30	34	28
35	35	35	31	35	30	34	26
34	32	34	31	34	28	34	32
33	32	34	29	32	27	35	26
34	33	34	31	34	29	35	29
33	33	33	30	35	30	34	30
34	28	33	32	34	29	33	27
33	31	34	31	35	29	35	30
33	31	34	29	33	29	35	31
35	30	35	31	34	30	35	30
34	30	33	32	34	29	34	33
35	30	35	31	33	27	34	32
34	31	34	30	35	31	35	30
35	31	34	31	34	30	33	32
35	31	33	32	35	27	33	30
34	30	35	31	34	29	34	30
34	30	33	31	33	27	35	29
33	31	33	31	35	28	33	30
35	30	33	31	35	27	33	28
34	30	34	32	35	30	35	27
34	32	34	31	32	29	34	27
34	28	35	30	33	29	34	29
35	31	35	28	35	27	34	29
35	33	35	32	35	29	33	28

Tabelle V.

200 Messungen dünner Cilien, die in Wasser und Kirschgummi fixiert wurden.

W.	K.	W.	K.	W.	K.	W.	K.
32	35	38	34	38	31	38	31
38	30	39	33	37	30	40	34
40	35	40	33	39	30	41	31
40	35	40	35	38	28	38	31
38	35	38	33	39	32	38	30
42	31	38	32	38	28	38	29
37	27	36	33	39	33	40	32
40	28	39	30	37	32	38	35
39	30	39	30	40	30	39	31
38	30	39	30	40	30	38	32
38	28	40	33	38	30	39	34
39	30	39	30	38	34	40	32
38	35	40	34	38	34	39	30
40	25	38	30	38	30	40	33
38	30	40	32	38	30	39	30
37	28	40	30	39	35	39	30
38	32	38	28	38	30	39	30
38	33	39	33	38	32	38	31
39	33	39	33	38	30	39	29
38	30	37	30	41	32	38	30
40	30	39	32	40	31	38	30
39	30	39	30	39	30	39	30
39	31	38	30	39	38	36	34
39	30	40	32	39	30	39	30
39	35	38	30	39	30	36	30

1500facher Vergrößerung auswählte und in Erwägung, daß sich bei je 100 Messungen wohl die Fehler ausgleichen, glaube ich derselben ziemlich enthoben zu sein. Ganz besonders möchte ich bemerken, daß ich mich im allgemeinen bemühte, möglichst lange Cilien auf jedem Schnitt ausfindig zu machen, daß sich also wahrscheinlich unter den Kirschgummimessungen mehrere Cilien befinden, die von der Gummilösung fast nicht oder gar nicht alteriert wurden. Es stellen

also die errechneten Verkürzungen eher Miniamalwerte dar. Die Tabellen ergeben: (s. Tabellen IV und V).

Tabelle IV ergibt eine Gesamtcilienlänge von:

3409 (in Wasser fixiert) bzw.
2987 (in Kirschgummi fixiert),

eine Einzelcilienlänge von:

34,09 bzw.
29,87.

Die Verkürzung der dicken Cilien beträgt:

4,22,

in Prozenten:

12,35 %.

Tabelle V ergibt eine Gesamtcilienlänge von:

3864 bzw.
3125,

eine Einzelcilienlänge von:

38,64 bzw.
31,25.

Die Verkürzung der dünnen Cilien beträgt:

7,39,

in Prozenten:

19,10 %.

Diese prozentuale Zahl (19) stimmt mit der oben erhaltenen (21) der Lebendbeobachtungen so nahe überein, daß man wohl die im Leben beobachteten Objekte gleichfalls zu den dünnen Zellen rechnen und die Verkürzung als eine wohlbegründete Tatsache betrachten darf.

Die faserwurzellosen Cilien der Rachenschleimhaut des Frosches wurden in 24 Fällen bei 1500facher Vergrößerung gemessen, und zwar an neun Stellen neun verschiedener Stückchen. Da, wie dies schon Engelmann beobachtete, die Cilien hier in physiologischer Kochsalzlösung gerne stark nach einer Seite geneigt schlagen, so daß sie beim Ausschlag stets außerhalb der Zellachse bleiben, so wurden sie auf zweierlei Weise gemessen. Bei Versuch 1, 2, 3, 8 und 9 wurde der Ciliensaum senkrecht, in den Fällen 4, 5, 6 und 7 in der Richtung der mittleren Cilienlage, also schräg gemessen. Das Ergebnis war: (s. Tabelle VI.)

Tabelle VI.

24 Messungen der Froschcilien in phys. Kochsalzlösung (Ph) und phys. Kochsalzlösung + Kirschgummi (K) im Leben.

	Ph.	K.		Ph.	K.		Ph.	K.
1	11	11	5	12	12	8)	11	11
2	11	11	6)	12	12	9)	11	11
3	11	11	7	12	12		11	11
4	12	12		12	12		11	11

Aus den angeführten Tatsachen ist ersichtlich, daß sich die Cilien mit den stärksten Faserwurzeln am meisten verkürzen (19,10 %, bzw. nach der Beobachtung im Leben 21,35 %), diejenigen mit den schwachen Wurzeln schon weit geringer (12,35 %), diejenigen ohne solche Gebilde gar nicht. Daraus folgt ohne weiteres, daß die Faserwurzeln die Verkürzung bedingen.

Nach der Analogie mit der Beobachtung an *Mastigella* ist es klar, daß die Cilienverlängerung bzw. -verkürzung auch hier durch Vorstoßen bzw. Zurückziehen der Faserwurzeln erfolgt. Morphologisch dies nachzuweisen, ist mit unsern jetzigen technischen Hilfsmitteln bei *Anodonta* unmöglich, da sich die Faserwurzeln allzu ungleich färben. Wie das Vorstoßen stattfindet, läßt sich nicht ermitteln. Da bei *Mastigella* wahrscheinlich Strömungen des Endoplasmas dafür verantwortlich gemacht werden müssen, ist wohl auch hier der Vorgang in diesem Sinn zu deuten. Eine Eigenkontraktion der Faserwurzeln ist ausgeschlossen. Keine Klarheit konnte ich mir über das Verhalten der Basalkörper bei diesem Vorgang verschaffen, da dieselben durch Kirschgummieinwirkung stark an Färbbarkeit verlieren. Das plausibelste ist wohl, daß man sie sich als Ringe vorstellt, die zur Führung des Fadens dienen. In einem späteren Fall, bei der Pressung, scheinen sie vollständig zu verschwinden. Jedenfalls können nicht durch ihre Veränderungen, die ich aber bei den Kirschgummiversuchen für vollständig unwahrscheinlich halte, da sie ja aus der gleichen elastischen Substanz wie die Fasern bestehen, solch starke Cilienzurückziehungen erklärt werden.

Was man experimentell an der intakten Zelle beweisen kann, das liefert uns aber in seltenen Fällen die Zelle im normalen Leben gleichfalls. Wie ich gezeigt habe, sind Mitosen im Muscheldarm nichts Seltenes. Die sich teilenden Zellen schwellen stark an und pressen die Nachbarzellen stark. Ich konnte nun beobachten, daß in einer Reihe dünner Cilien eine in Ruhe befindliche Zelle, die zwischen zwei sich teilenden eingezwängt war, die ganz auffallende Cilienlänge 45 zeigte. Ein zweiter Fall einer Quetschung durch nur eine Mitose zeigte Cilien von 45 Teilstrichen Länge. Da der Zellsaum vollkommen intakt, dagegen das innere Zellplasma stark komprimiert war, so ist ohne weiteres klar, daß durch Auspressung der Faserwurzeln die Cilien zu dieser Länge ausgepreßt wurden.

Ein ähnlicher Fall ist folgender: Entweder durch reine seitliche Pressung oder durch eine fächerförmige Pressung, die die basalen Teile der Zelle mehr komprimierte, oder endlich durch eine solche, die geeignet war, manche Zellen in der Reihe proximalwärts hinabzuschieben, konnte gleichfalls eine übermäßig starke Quetschung erzielt werden. Stets handelte es sich dabei um schmale Zellen. Trotz der Einwirkung des Kirschgummis zeigten diese auffallende Längen der Cilien. Zehn solche Fälle ergaben folgende Zahlen:

41, 41, 42, 40, 40, 41, 42, 40, 40, 41.

Es ergibt dies eine Durchschnittslänge von 40,8. Diese Cilien übertreffen an Länge die in Wasser fixierten um

2,16,

die in Kirschgummi fixierten um

9,55.

Der Kirschgummi konnte hier also nicht eine ganz bedeutende Cilienverlängerung verhindern. Auch dieser Fall muß wie der vorher erwähnte gedeutet werden.

Auch auf experimentellem Wege konnte eine Cilienverlängerung im lebenden Zustande erzielt werden. Hier ist bekanntlich bei 1000facher Vergrößerung eine normale Länge von 30,79 in Wasser und von 24,21 in Kirschgummi beobachtet worden. Die Preßversuche in Wasser ergaben in einem Fall, in dem ein Teil der Cilien schon verquollen, ein andrer aber noch intakt war, für letzteren verschieden große Cilienwerte, die zwischen 37 und 40 schwankten, in einem andern, bei dem der Druck nur etwa auf die untersten $^2/_3$ der Zelle gerichtet war, eine solche von 35.

Wie sehr Pressung der Zelle und Kirschgummieinwirkung sich entgegenarbeiten, konnte bei einem Preßversuch gezeigt werden, bei dem die am Anfang etwas in Wasser gepreßten Zellen eine Cilienlänge von 32, also etwas über normal zeigten, und bei darauffolgender, unter steter Pressung vor sich gehender Kirschgummieinwirkung eine verschiedene Cilienlänge zeigten, die zwischen 27 und 30 schwankte, also die normale Kirschgummilänge um 3 bzw. 6 übertraf.

Was sich experimentell durch etwas tiefere Lagerung der zu untersuchenden Objekte unter dem Deckgläschen und vorsichtiges Pressen derselben mit der Mikrometerschraube erzielen ließ, bot auch die Natur selbst dar. So konnte ich bei einer zufälligerweise fächerförmig angeordneten Zellreihe keine größere Verkürzung als auf 29—30 durch Kirschgummi erzielen.

Selbstverständlich wurden alle oben geschilderten Kirschgummiversuche nur soweit getrieben, als durch sie keinerlei krankhafte Veränderungen erzeugt wurden. Dies lehrt besonders der Umstand, daß ja häufig, oft mehrmals hintereinander nach ihnen die Cilien zu vollkommen normalem Schlagen im Wasser gebracht wurden. Daß durch die Kontraktion kein Ausnahmefall erzeugt wird, sondern diese auch im normalen Leben vorkommt, zeigt folgender Fall: Einmal sah ich, wie ein Algenfaden mit leichter Krümmung nach den Zellen zu den Cilien anlagerte. Die Cilien schlugen auf den Faden los, um ihn weiterzubefördern, wobei ihre Länge vollkommen dem Abstand entsprach, den er von der Zellreihe hatte. An den Seiten waren die Cilien wie auch sonst in der Zellreihe 30 lang, gegen die Umbiegung der Alge wurden sie aber immer kürzer, um an der kürzesten Stelle nur 20 lang zu sein. So waren die Verhältnisse in Wasser. Jetzt ließ ich Kirschgummi zufließen, und siehe, die erst 30 langen Cilien verkürzten sich, je nach der Algenfadenentfernung von der Zelle, auf 25—27.

Zur Ergründung der Bedeutung der Faserwurzeln wurde als weitere Versuchsreihe die der Wärmeversuche unternommen. Da aber diese einesteils sehr zeitraubend waren (im Tag konnte nur ein Versuch gemacht werden) und andrerseits die Ergebnisse ungemein wechselvoll, die Verhältnisse schwer zu beobachten und weniger gut zu deuten waren, so möchte ich auf diese neun Objekte betreffenden Beobachtungen weniger Gewicht legen. Im allgemeinen ergab sich folgendes: Schon Engelmann (45) sah, daß Erwärmung unter 40° C die Flimmerbewegung beschleunigt, Ähnliches findet u. a. Verworn (228), besonders an der adoralen Wimperspirale der Infusorien, und

Valentin (226) hat uns mit einer merkwürdig verschiedenen Widerstandsfähigkeit der Cilien gegen Wärme vertraut gemacht, indem er berichtet, daß Cilien von Säugetieren oder Vögeln momentan in Wasser bis zu 81° C getaucht werden können, solche der *Unio*-Kiemen dagegen nur in solches von 44°—41°, ohne Schaden zu leiden. Diese viel geringere Resistenzfähigkeit der Cilien bei Muscheln kann ich bestätigen. Bei langsam einwirkender Wärme genügten bei der Typhlosolis Temperaturen von 34°—36° C, um die Flimmerbewegung allmählich aufhören zu lassen.

Die Wärmewirkung ist, wie schon oben angegeben, eine doppelte. Es entstehen 1) kernhaltige kreisrunde Wimperzellen, die sich rotierend bewegen (Fig. 10a) und 2) faserwurzelhaltige, kernlose, längliche Zellen mit einem Wimperschopf, die sich in gerader Richtung rasch fortbewegen (Fig. 10b). An ersteren ist sehr merkwürdig, daß das Wimperspiel sehr lebhaft ist und daß in ihrem Innern sehr rasche Plasmaströmungen stattfinden, die den Kern hin und herwerfen. Ich erwähne dies schon hier, weil Dubosq (38) an einem Objekt, das dann zum Vergleich herangezogen werden soll, den gequollenen wurmförmigen Spermatozoen von *Paludina*, die Plasmaströmungen als passiv durch das Schlagen der Achsenfäden entstanden darstellt. Wie diese faserwurzellosen Flimmerkugeln entstanden sind, läßt sich schwer sagen. Das wahrscheinlichste scheint mir dies zu sein: Die ganze Zelle ist aus dem Gewebsverband ausgetreten, und das flüssige Plasma hat nach dem Kapillaritätsgesetz nun, nachdem die formgebenden Bestandteile, wie Zellsaum und Schlußleiste, sich aufgelöst haben, das Bestreben, sich abzukugeln. Dem steht als Hindernis die steife Faserwurzel gegenüber. So schnürt sich denn der Plasmakörper mit dem Kern als eigenes Gebilde von der Faserwurzel los. Dafür spricht die wechselnde, im allgemeinen aber weit kleinere Form dieser Kugel als die der ursprünglichen ganzen Zelle sowie ihr meist sehr spärlicher Flimmerbesatz, ja in manchen Fällen scheinen diese Gebilde einen solchen überhaupt nicht zu haben. Dies läßt sich vielleicht dadurch erklären, daß eben bei dieser Abschnürung an manchen Stellen die Cilienverbindung mit dem Basalkörperchen losreißt, so daß ein Teil der Wimpern auf den faserwurzellosen, ein andrer auf den wurzelhaltigen Teil dann trifft. Interessant ist, daß bei solchen faserwurzellosen Kugeln eine Cilienlänge bis zu 40 bei 1000facher Vergrößerung beobachtet wurde. Die Bewegung ist in einem solchen Fall eine langsame. Die ungemeine Länge, die um $1/3$ die Normallänge übertrifft, erklärt sich gleichfalls, wie ich glaube, dadurch, daß

eben die Faserwurzel als in der Zelle die Cilien befestigendes Element fehlt, wodurch sich auch das schlaffe, haltlose Schlagen erklärt.

Zur theoretischen Bedeutung der Faserwurzeln als Stützorgane und als Verkürzer der Cilien mag auch folgende an einer faserwurzelhaltigen, losgelösten kernlosen Zelle gemachte Beobachtung dienen:

Der fünfte Wärmeversuch begann also:

10 Uhr 30 Min. normale Temperatur
10 » 50 » 23°
10 » 57 » 24°

dann Abkühlung.

11 » 10 » 28°
11 » 30 » Abkühlung
11 » 45 » »
11 » 53 » 28,5°
12 » 20 » 30°
12 » 30 » 31°
3 » 15 » 36°
3 » 15 » bis 4 Uhr 15 Min. Beobachtungen bei 36—34°
4 » 15 » 35°

dann 34° bis 4 Uhr 35 Min.

Von 3 Uhr 15 Min. bis 4 Uhr 35 Min. wurde nun eine solche faserwurzelhaltige Zelle beobachtet.

Der den Faserwurzeln anhängende Protoplasmateil ist kernlos. Er ist auch bedeutend kleiner als der der ganzen intakten Zelle und entspricht nur dem Raum, der sonst vom Faserkegel eingenommen wird. Ein Zellsaum ist nicht vorhanden. Ob Basalkörperchen da sind, läßt sich nicht sicher sagen, jedenfalls müßten sie ungemein klein sein. Die Bewegung der Cilien beginnt jedenfalls erst außerhalb der Plasmaanhäufung. Irgend eine Bewegung der intraplasmatischen Fäden ist nicht sichtbar, diese sind vielmehr ganz starr. Nicht einmal irgend eine Schlängelung des Endfadens ist vorhanden, vielmehr ist dieser ganz gerade und steif und nimmt den ganzen Raum des sich nach unten zuspitzenden Protoplasmas ein. Die aus dem an der Ansatzstelle der Cilien kuppenförmig sich vorwölbenden Protoplasma entspringenden Cilien haben einen sehr geringen Ausschlag und sind gegen ihre Spitze zu alle nach einer Seite gekrümmt. Besonders bemerkenswert ist aber folgendes: (Fig. 10b) 1. Die Cilien

besitzen die ganz kolossale Länge von mindestens 42, wahrscheinlich aber 45. (Ganz genau läßt sie sich im Leben nicht angeben, da, wie gesagt, die Spitzen stark gebogen sind.) Erst um 4 Uhr 15 Min., da die Cilien plötzlich zu schlagen aufhören, sieht man, daß ihre Länge tatsächlich 45 beträgt.

2. Die gesamte, die Faserwurzel mit Endfaden enthaltende Protoplasmamasse hat nur die minimale Länge von 27. Im normalen Zustand sind die Verhältnisse natürlich gerade umgekehrt. Beide Tatsachen sprechen nicht nur für eine Kontinuität Cilie-Wurzel, sondern auch dafür, daß letztere das die Länge der Cilie bestimmende Moment ist. Endlich wird durch sie bewiesen, daß das Plasma und nicht der Achsenfaden das motorische Centrum ist, denn wäre es letzterer, so müßte die Cilienbewegung erst etwa 15 Teilstriche vom Cilienansatz an aufwärts in diesem Fall beginnen, da er ja um soviel aufwärts gerückt ist. Die Bewegung beginnt aber schon unmittelbar am Ansatz.

Über die Wurzeln ist auch dies noch zu sagen: Man sieht, daß das Plasma sich genau ihrer Form anschmiegt, sie sind für dasselbe formgebende Substanz im Sinne Koltzoffs (135, 136). Koltzoff hat bekanntlich in überzeugender Weise dargetan, daß die verschiedenen axialen Strukturen in Spermatozoen nichts anders als dies sind und daß das umgebende Plasma im Gegensatz zu Ballowitz, Duboscq (38) u. a. der bewegende und nicht der bewegte Teil an ihnen ist. Bei der losgelösten Typhlosoliszelle sieht man analog, daß das Plasma solange die Form der faserigen Substanz annimmt, als diese intakt ist. Als dagegen (es geschah dies bei diesem Versuch um 4 Uhr 20 Min.), durch die Hitze aufgelöst, erst der obere Teil der Wurzel und dann (etwa um 4 Uhr 30 Min.) auch der widerstandsfähigere Endfaden zu verfallen begann, verlor die Zelle erst oben, dann fortschreitend nach unten zu ihre bisherige spitz zulaufende Eigenform.

Eine weitere Untersuchung betraf die sogenannten wurmförmigen Spermatozoen von *Paludina vivipara.* — (In betreff ihrer Anatomie verweise ich auf Erlanger (50), Meves (166), Retzius (191) und Heidenhain (97)). — Die hierzu führenden Erwägungen waren folgende: Es ist eine weitverbreitete Annahme, daß die Achsenfäden der Spermatozoen, denen offenbar eine ähnliche Gesetzmäßigkeit zukommt wie den Cilien + Faserwurzeln, das kontraktile Element in der Geschlechtszelle seien. Beweise für diese Theorie sind bisher nicht versucht worden — wenn man von dem morphologischen Vergleich

mit den Myofibrillen (Ballowitz) absieht —, mit einer einzigen Ausnahme.

Duboscq (38) brachte die wurmförmigen *Paludina*-Spermatozoen in eine hypotonische Lösung (verdünnte Kochsalzlösung) und beobachtete hierbei, daß die Spermien kugelig aufquollen und daß in dieser Quellkugel die Achsenfäden lebhaft schlängelnde Bewegungen ausführten. Ist diese Beobachtung richtig, so folgt ohne weiteres, daß die Achsenfäden das kontraktile Element sind.

Der Versuch von Duboscq (38) wurde wiederholt und tatsächlich eine Abkugelung der Zelle beobachtet. Leider stellten sich dem Experiment unerwartete äußere Hindernisse in den Weg. Die der Gegend von Schleißheim entnommenen Tiere hatten fast sämtlich so von Cercarien zerfressene Hoden, daß der größte Teil der durch den Parasiten noch nicht zugrunde gerichteten Tiere doch noch für die Untersuchung unbrauchbar war. So konnten sich die Beobachtungen nur auf etwa 30 Fälle erstrecken, und auch in diesen reagierte das Material vielfach schlecht. Aus den wenigen gut gelungenen Experimenten konnte aber geschlossen werden, daß keinerlei Grund vorhanden ist, dem Phänomen die Deutung zu geben, die ihm Duboscq (38) beilegt.

Zugestanden muß werden, daß es tatsächlich auf den ersten Blick den Eindruck machen kann, als ob der Achsenfaden das Bewegende und das umgebende Plasma das Bewegte seien; angenommen, der Achsenfaden wäre, wie dies Duboscq (38) glaubt, vollkommen vom Plasma in diesem Zustand getrennt. Erwidern läßt sich aber darauf:

1. Aus Analogie müßten wir aber das Gegenteil annehmen, da bei gequollenen *Anodonta*-Zellen bekanntlich gerade die achsenfadenlosen Zellen lebhafte Bewegungen in ihrem Innern zeigen, die achsenfadenhaltigen dagegen starr sind. Wenn Duboscq (38) glaubt, daß stark gequollenes Plasma nicht mehr aktiv bewegend tätig sein könnte, so irrt er, wie meine Wärmeversuche gezeigt haben.

2. Weder Duboscq (38) noch ich konnten je beobachten, daß der erste Beginn der Plasmaströmung vom Achsenfaden aus seinen Anfang nehme und sich diese von hieraus distal fortpflanze. Es ist, da die den Achsenfaden umgebende Kugel ganz glasig durchsichtig ohne Granulationen ist, ganz unmöglich zu sagen, in welchem Sinne die in ihr stattfindenden Strömungen vor sich gehen.

3. Weder Duboscq noch ich konnten sehen, daß die Achsenfäden ihres Hüllplasmas im veränderten Zustand der Zelle ganz beraubt

seien und somit nackt in einer von ihrem umgebenden Plasma gebildeten Kugel liegen. Es ist dies nur eine Annahme Duboscqs.

Diese drei Punkte können und sollen natürlich nicht eine Widerlegung von Duboscq enthalten, sie sollen nur zeigen, daß die tatsächliche Beobachtung an den wurmförmigen Spermien noch zu keiner bestimmt gerichteten Deutung nötigt. Somit bleibt uns, wie ich glaube, nichts übrig, als unser Phänomen ganz entsprechend den Plasmolyseversuchen Koltzoffs (135, 136) zu deuten, der, auf die umfassendsten Experimente gestützt, zeigte, daß unter dem Einfluß von hypertonischen Lösungen sich vom Spermatozoon nur eine oberflächliche Membran plasmolytisch abhebt, ohne daß das den Achsenfaden umgebende Plasma von diesem getrennt würde. Auf die *Paludina*-Spermien übertragen, haben wir also: Zu äußerst die Membran, dann die durch die Plasmolyse imbibierte Flüssigkeit, die die Membran selbstverständlich nach dem Kapillaritätsgesetz abzukugeln versucht, zu innerst endlich die von Plasma umgebenen Achsenfäden. Diese werden von dem sie umgebenden Plasma durch dessen Kontraktion bewegt. Da die Blase Kugelform erstrebt, die eingeschlossenen Achsenfäden elastisch sind und durch die Abkugelung gebogen werden, so bedingen sie bei der Plasmakontraktion die schlängelnde Bewegung.

d) Einwände und Kritik der fremden Ansichten.

Nachdem ich so versucht habe, der Bedeutung der Faserwurzeln nachzugehen, möchte ich die Einwände, die sich gegen obige Deutung erheben lassen, sowie die verschiedenen anders gearteten Vermutungen besprechen.

Als wichtigster Einwand mag wohl die Angabe Heidenhains (91) gelten, der an den faserwurzellosen Stäbchen des Salamanderlarvendarmes Stäbchenverkürzungen beobachtete. Es können also auch ohne Faserwurzeln ganz erhebliche Kontraktionen cilienähnlicher Fortsätze stattfinden. Mag diese Beobachtung auch ganz allein dastehen und der Umstand, daß sie nur an fixiertem, nicht aber an lebendem Material gemacht wurde, ihre Beweiskraft schwächen, sie scheint mir nicht unvereinbar mit den obigen Ausführungen zu sein. Denn 1. soll nicht behauptet werden, daß die Faserwurzeln stets allein es sind, die Verkürzungen der Cilien hervorrufen können. In seltenen Fällen — und dies tritt besonders bei der Resorption der Cilien bei Protozoen ein — strömt die Cilie in das Körperplasma zurück und macht so den Eindruck des Verkürzens. Ob dieser Fall hier gegeben ist, erscheint mir freilich sehr fraglich. Dagegen kann folgende

zweite Betrachtung zur Erklärung dienen: Beim fraglichen Objekt HEIDENHAINS sehen wir die Basalkörper ganz unverhältnismäßig groß und wohlentwickelt, vor allem im Verhältnis zur Länge der Stäbchen. Diese ganz überraschende Größe legt es nahe, daß wir hier in ihnen nicht nur einfache Basalkörper, sondern auch die Rolle der Faserwurzeln übernehmende Gebilde zu erblicken haben, die also ebenso wie echte Wurzeln die Zurückziehung der Cilien bewirken können.

Die Ansicht FRIEDREICHS (63, 64) erledigt sich durch Querschnitte. Nie sind die Wurzeln Röhren, sondern stets feste Gebilde.

Ob STUART (220) echte Faserwurzeln im Auge hatte oder gar Fasern, ähnlich wie POLOWZOW (179), läßt sich nicht entscheiden.

ENGELMANN (47, 48) baut seinen Beweis, sie dienten zur Ernährung, mehr auf negativen als positiven Befunden auf. Daß sie für Stützorgane zu weich und vergänglich seien, ist unrichtig, wie zahlreiche Autoren, nicht zuletzt ENGELMANN selbst, gezeigt haben.

NUSSBAUMS (172) Erklärung ist zu unbestimmt, als daß sie widerlegt werden könnte.

GAULE (69) ist einer Täuschung zum Opfer gefallen, wenn er die Faserwurzeln für quergestreift hält, wie man aus seiner Abbildung eines recht mittelmäßigen Präparates ersieht, dessen Schrumpfung für Querstreifung gehalten wurde.

PRENANT (181, 182) hat für seine Ansicht, daß die Wurzel chemisch die Flimmerbewegung vorbereitet, keinen Beweis erbracht.

Das gleiche gilt für BENDA (15), der sie als »Mitochondrium«, und EIMER (42), der sie als Nervenfasern angesprochen wissen will.

Auf APATHY (5) ist zu erwidern

1. daß die Kontinuität: Cilie, Basalkörperchen, Faserwurzel durch HEIDENHAIN, KUPELWIESER u. a. genugsam erwiesen ist.

2. daß es nie gelang, die Endfäden aus den Zellen austreten und sich mit Nervenfibrillen verbinden zu sehen.

3. Was sein Argument der Färbung mit Goldchlorid betrifft, so ist bekannt, daß diese Methode wie auch andre Neurofibrillenmethoden zur Darstellung aller möglichen fibrillären Strukturen geeignet sind. Mit Goldchlorid hat RETZIUS z. B. das Stützskelett der Spermatozoen dargestellt. Endlich zeigte mir ein Vergleich der Blutegelnervenfibrillen, die Herr Dr. ISSAKOWITSCH mir zu zeigen die Güte hatte, mit meinen auf die gleiche Weise behandelten Präparaten der Typhlosolisfaserwurzeln und der Meerschweinchenherzmuskulatur, daß die Faserwurzeln im Ton mehr letzteren Objekt glichen. Mit BIELSCHOWSKIS Methode gelang es, wie oben erwähnt, nicht, die Faserwurzeln zu

färben und wenn es gelingen würde, so könnte man immer noch einwenden, daß WOLFF (240) mit dieser »Nervenmethode« selbst Kapillaren der Leber zur Darstellung bringen konnte.

KUPELWIESERS (140) und EISMONDS (43) Ansicht deckt sich in manchem mit der späteren KOLTZOFFS (135, 136).

FÜRSTS (67) Beobachtungen betreffen wahrscheinlich nicht Flimmerzellen, sondern Sinneszellen. Hier mögen die Faserwurzeln wohl nervöser Natur sein.

Die Auffassung, daß die Faßerwurzeln zum Halt der Cilien wegen des hohen Zellinnendrucks dienen sollen, hat vielleicht einige Berechtigung, allerdings sehen wir sie in ganz nahe beisammenliegenden Zellreihen, die wohl sehr ähnlichem Druck ausgesetzt sind, z. B. an der Typhlosolis, sehr verschieden stark entwickelt. Die Nahrungsspeicherung ist sicher nicht von besonderem Einfluß, denn es gibt speichernde faserwurzellose Zellen wie nicht speichernde faserwurzelhaltige.

Auf VIGNON (231, 232) läßt sich erwidern, daß die Faserwurzeln feste Gebilde sind, die nichts mehr mit Maschen eines Cytoplasmanetzes zu tun haben.

MAIERS (156) Ansicht erscheint wohlbegründet, da tatsächlich ein Fortsatz, den ein in dünner Flüssigkeit sich bewegender Hebelarm in ein Medium von größerer Viscosität entsendet, zur Festigung des Hebels dienen muß.

Wenn SCHUBERG (203) seine Zurückziehbarkeit bestreitet, da ihm eine Ansatzstelle hierzu fehle, so läßt sich darauf erwidern, daß lokale Dichtigkeitsänderungen des Plasmas wohl diese darstellen können.

HEIDENHAINS Ansicht fällt mit der KOLTZOFFS (135, 136) zusammen.

Von LENHOSSÉKS (151) Meinung gilt das über GAULE Gesagte.

Ist BRASILS (22) Beobachtung richtig, daß, je stärker die Cilienbewegung sei, um so entwickelter die Faserwurzeln ausgebildet seien, so wäre damit gleichfalls ein Beweis für unsre Ansicht erbracht.

Wenn METALNIKOFF (162) eine Verbindung mit zutretenden Nerven, die er auch abbildet (l. c. Fig. 32) gesehen haben will, so ist bezeichnend, daß er nur an einer einzigen Stelle diese Wahrnehmung gemacht hat. Es ist doch im höchsten Maße unwahrscheinlich, daß in allen andern Fällen das freilich etwas tückische Goldchlorid die Färbung gerade der kritischen Stelle unterlassen habe. Außerdem hat SELENSKY (207) in seiner sehr sorgfältigen Nachuntersuchung seines Objektes (— es handelt sich um *Sipunculus* —) nie eine

solche Verbindung gesehen, und ich selbst habe tausende von Zellen der Typhlosolis gleichfalls mit negativem Erfolg daraufhin durchmustert. Daß METALNIKOFF die Verbindung der Basalkörper mit den Cilien nicht auffand, erklärt sich aus der für diese Zwecke meist ungünstigen Goldchloridmethode.

Die Darstellung der POLOWZOW (107) über die mutmaßliche Bedeutung des Fibrillenkonus wimmelt so sehr von Unrichtigkeiten, daß es kaum möglich erscheint, sie in Kürze zu widerlegen: 1. Zitiert sie APATHY und METALNIKOFF falsch, wenn sie behauptet, ersterer würde die Wurzeln nicht in die Basalkörper übgergehen lassen und letzterer würde einen direkten Übergang der Wurzeln in die Basalkörper behaupten. Von Basalkörpern in unserm Sinne spricht überhaupt keiner von beiden, sondern nur von Endanschwellungen der Faserwurzeln, die mit den Cilien, an denen Basalkörper nicht sichtbar sind, alternieren. 2. Wenn sie sich (l. c. S. 384) der Ansicht von GURWITSCH (78) über die Zahl der Wurzeln anschließt, so haben wir gesehen, daß sie falsch ist. 3. Sie glaubt, daß bei narkoseloser Präparation durch starke Muskelkontraktion ein solch starker Überdruck in den Typhlosoliszellen hergestellt würde, daß Protoplasmatröpfchen aus ihnen ausgepreßt würden und die Endfäden von der Basis der Zellen, an der sie ursprünglich geradlinig angeheftet gewesen, losreißen und so erst geschlängelten Verlauf annehmen würden. Beides erscheint mir unrichtig. Tröpfchen treten nur bei Verletzung, nie aber bei sorgfältiger Präparation aus[1]), und eine Anheftung eines Endfadens an der Zellbasis glaubt bisher nur METALNIKOFF gesehen zu haben, alle übrigen Forscher haben, von Protozoen angefangen bis zu den Säugetieren, mit den verschiedensten Methoden der Präparation nie eine solche Verbindung gesehen. 4. Wenn sie ferner die in den Zellen aufgestapelten Granula für drüsiges Secret hält, welches sie »ins Darminnere ausstoßen«, so ist darauf zu erwidern, daß es überhaupt keine Drüsengranula, sondern Nahrungspartikelchen sind. Dies hat HEIDENHAIN (92) bewiesen, indem er fand, daß sie an Hungertieren verschwanden, eine Beobachtung, die ich gleichfalls machen konnte. Dies zeigte mir ferner die starke Anhäufung an der Basis der Zelle an und der Umstand, daß man sie nie durch den Zellsaum hindurchtreten sah und Plasma und Kern nie die für Drüsentätigkeit

---

[1]) Den gleichen Irrtum wie POLOWZOW hat VAN GEHUCHTEN (227) begangen. Man kann am lebenden wie am toten Material durch ungünstiges Präparieren oder Fixieren (an der Typhlosolis z. B. durch Subl.-Alk. Eisessig) genau dieselben Quellungen erhalten, die er als Secretionsstadien beschrieb.

bezeichnende Umwandlung annahmen. All dies macht ihre Vermutung (l. c. S. 385) hinfällig, daß, »nach der Analogie mit der funktionellen Bedeutung der ektoplasmatischen Fasern bei *Lumbricus* auch dem Fibrillenkonus der *Anodonta* eine ähnliche Bedeutung für die Ausstoßung dieses Sekrets zuzuschreiben sei.«

Die Ausführungen GOLDSCHMIDTS (73) bilden, wie man gesehen, die Grundlage meines Versuches.

e) Anhang.

Anhangsweise soll hier noch betrachtet werden, ob aus dem Vorkommen der Faserwurzeln auf ihre Bedeutung geschlossen werden kann. In der oben angeführten Tabelle muß es auffallen, daß diese Gebilde sich vornehmlich finden 1. an besonders exponierten Zellen oder Teilen von solchen, 2. an Zelloberflächen, die Flüssigkeiten von wechselnder Viscosität ausgesetzt sind.

Zu 1 möchte ich besonders das Vorkommen an Cirren und Membranellen bei Infusorien, das an den Polsterzellen der Ctenophoren, dem Velum der Eolinidenlarven, dem Proto- und Metatroch der *Polygordius*-Larven, besonders aber den Umbiegungsstellen der Corona der *Cyphonautes*-Larve, den Polychätenkiemen und Tentakeln, ferner den Tentakeln der Sinpunculiden, den Mundfühlern, Randzellen der Kiemen und Mantelzellen bei Mollusken und den *Axolotl*-Kiemen rechnen. Zu 2 gehören: die Lebergänge der Schnecken, Typhlosolis der Muscheln, Chilusventrikel der *Chironomus*-Larve, Polychätendarm und -oesophagus, Sepiaureter und *Amphioxus*-Leber.

Sehr merkwürdig ist das seltene zeitweise Vorkommen von Faserwurzeln in Zellen, denen sie im allgemeinen fremd sind (ENGELMANN 48). VIGNON (230) schildert sie im Chilusventrikel der *Chironomus*-Larve, in der Nasenschleimhaut des Frosches, STUDNICKA (222) solche mit Endfaden versehene Gebilde in den Flimmerzellen des Plexus chorioideus ventriculi quarti von *Rana fullonica*, ENGELMANN (48) des ferneren in der Luftröhrenschleimhaut des Kaninchens und STUDNICKA (224) im Ependym der Fossa rhomboidea des Menschen und dem Plexus ventriculi quarti des menschlichen Embryo, FRIEDREICH (63, 64) in der gallig imbibierten Gallenblase und VALENTIN (226) im katarrhalischen Nasenschleim, desgleichen BÜHLMANN (26); EBERTH (41, 40) in der pathologischen Leber und dem krankhaften Hirn des Menschen.

Diese Vorkommnisse ließen sich leicht mit einer in den betreffenden Lumina stark gesteigerten Viscosität in Zusammenhang bringen. Man denke nur an den Fall der Nasenschleimhaut, beson-

ders der katarrhalischen, und an den Ausnahmefall, daß sich in einem Chilusventrikel Wurzeln finden! Ganz besonders trifft dies aber in den vom Ependym geschilderten Fällen zu. Die Sekretbereitung in diesem Organ ist ungemein wechselvoll, demnach muß auch wohl seine Menge und Viscosität wohl ziemlichen Schwankungen unterworfen sein. Wenn in diesen Fällen das umgebende Medium es war, das seine Viscosität änderte, so läßt sich auch bei auffallender pathologischer Veränderung der Zellstatik die gleiche Beobachtung machen. FRIEDREICHS (63, 64) Untersuchung hat den Fall eines »schwielig verdickten, fast lederartigen« Ependyms im Auge, und die EBERTHS (41) bezieht sich auf eine Flimmerepithelcyste in der Leber eines Menschen mit »amyloider Degeneration« des Organs. Alle diese Befunde mögen einen, wenn auch nur schwachen Beweis für die oben auseindergesetzten Anschauungen bilden.

Ob freilich in allen Fällen — ich habe hier besonders die im Auge, bei denen es sich um eine Verbindung der Geißel mit dem Kern handelt — die Faserwurzel die nämliche Bedeutung hat, bleibt dahingestellt. Einesteils freilich sehen wir z. B. bei den Myxomycetenschwärmsporen, daß der Kern der Cilie entgegengerückt ist, und es ist zu vermuten, daß er da tatsächlich in den Dienst des Bewegungsorgans getreten ist, wohl hauptsächlich als Stützorgan. Eine solche Rolle spielen sicher die oben nach DOBELL (34) geschilderten basalen Differenzierungen an *Trichomastix*, die als starre, formgebende Substanzen am Kern inserieren. Häufig setzt sich die Fortsetzung der Cilie nicht am Kern an, sondern erst vermittels einer Kernkappe.

In andern Fällen möchte man den Kern und Cilie verbindenden Faden als ein nicht mechanischen Zwecken dienendes Gebilde betrachten, dies besonders da, wo er unvermittelt zart gebauten Kernen ansitzt. Dieser bei den Kragengeißelzellen der Spongien z. B. verwirklichte Fall ließe vielleicht daran denken, daß es sich hier lediglich um eine in fadenförmiger Form vom Kern dem Geißelapparat zugeführte Kraftquelle handle, daß er also, wie PRENANT (181) sagt, hier chemisch die Bewegung bereitet. In seltenen Fällen stellt der verbindende Faden bei Protozoen nur die letzte Verbindung des vor sich gegangenen »kernendogenen Ursprungs der Basalkörper« dar, den man nach SCHAUDINN (197) und seinem Schüler KEYSSELITZ (128) bei Protozoen »mehrfach verfolgen konnte«. Die merkwürdigste Rolle spielt aber der sogenannte Achsenstab bei *Trichomastix lacertae*, der nach KEYSSELITZ (128) als Teilungsorgan funktioniert. Eine

eingehende Darstellung der hochinteressanten *Trichomastix*-Teilung ist im Zusammenhang mit der Henneguy-Lenhossékschen Theorie in der neuesten Arbeit Dobells (36) versucht worden.

6. Zusammenfassung und Schluß.

In gedrängter Weise lassen sich die Ergebnisse der eigenen Untersuchungen etwa folgendermaßen zusammenfassen:

A. Zur Morphologie.

1) Die Zweizahl der Kernkörperchen der Typhlosoliszellen entsteht durch Teilung der Nucleoli in den ruhenden Kernen. Das proximale Kernkörperchen kann in der Richtung nach dem Lumen hin austreten.

2) Die Schlußleisten befinden sich nicht in gleicher Höhe mit dem Zellsaum, sondern unterhalb desselben. Sie sind ausschließlich als formgebende Substanzen (im Sinne Koltzoffs) nach Art der Plateauschen Netze aufzufassen.

3) Ein gesonderter Zellsaum zeichnet die Kiemen- und Typhlosolisflimmerzellen der Muschel sowie (im Gegensatz zu Heidenhain) die Lebergangzellen von *Helix* aus. Er dient gleichfalls zur Festigung der Zelle, da diese nach seiner Auflösung emporquillt.

4) Die Flimmerzellen der Muschelkiemen besitzen, wie dies schon Wallengren fand, auch in ruhendem Zustand ein in der Nähe der Basalkörper liegendes, doch von diesen wohl zu unterscheidendes Diplosom. Das gleiche trifft nach meinen Befunden weiterhin für die Flimmerzellen der *Anodonta*-Typhlosolis und der Ductuli efferentes des Meerschweinchens zu. Damit ist der Einwand Lenhosséks widerlegt, der ihre Existenz neben Basalkörperchen in echten Flimmerzellen bestreitet.

5) Die Cilien der Typhlosoliszellen besitzen in ihrem Innern einen Achsenfaden.

6) Die echten Basalkörper liegen an den saumtragenden Zellen — nach Beobachtungen an den Kiemen- und Darmzellen von *Anodonta* und den Darm- und Lebergangzellen von *Helix* — unterhalb des Zellsaumes. Entgegen den Angaben Schneiders besitzen die Typhlosoliszellen keine innerhalb von diesen sich erstreckende Basalkörperreihe. Hier ist nur eine Anhäufung stark sich färbenden Protoplasmas, deren Deutung unsicher ist.

7) Die Cilie geht unmittelbar in den Zellsaum über und besteht mit Ausnahme ihres Achsenfadens aus der gleichen Substanz wie dieser. Die an dem Übergang beider befindliche Verdickung, die vielfach für ein oberes Basalkorn gehalten wurde, hat mit einem solchen Gebilde nichts gemein.

8) Die Darmzellen von *Helix* besitzen Stäbchen, die je einem Basalkörperchen aufsitzen und, selbst unbeweglich, an ihrem kugelförmig verdicktem äußeren Ende — entgegen ELLERMANN — in bewegliche Cilien übergehen. Dieser Stäbchensaum ist also einem gewöhnlichen Zellsaum ohne weiteres zu vergleichen.

9) Der Achsenfaden durchsetzt in einer Röhre den Zellsaum und verbindet so die Cilie mit dem Basalkorn. Diese Verbindung nennt man das sogenannte Zwischenstück.

10) Am Basalkorn setzt die Faserwurzel an. Es herrscht also — entgegen APATHY — Kontinuität zwischen Cilie, Zwischenstück, Basalkorn und Faserwurzel.

11) Jede Cilie besitzt also eine Wurzelfaser — entgegen GURWITSCH. — Die Faserwurzeln lassen sich in den von mir beobachteten Fällen in folgende Typen einteilen:

a) Feine kurze Fädchen (ganz schmale Typhlosoliszellen aus der Nähe des Kristallstabansatzes).
b) Längere Fädchen, die Neigung zum Zusammentreten zeigen (Kiemenzellen von *Anodonta*).
c) Zusammentretende Fasern (Lebergangzellen von *Helix*).
d) Zusammentretende Fasern mit Endfaden (*Anodonta*-Typhlosolis).

12) Echte Faserwurzeln kommen ausschließlich Flimmerzellen zu.

13) Der Endfaden des Fibrillenkonus endigt stets frei in der Zelle, ohne mit dem Kern in Verbindung zu treten oder sich, wie dies METALNIKOFF glaubt, am proximalen Ende der Zelle mit außerhalb der Zelle sich befindenden Gebilden zu verbinden.

14) Die Lebergangzellen von *Helix* besitzen, wie dies schon HOLMGREN darstellte, im sogenannten »toten Raum«, d. h. an dem in der Höhe der Faserwurzel sich befindenden, von diesem aber frei gelassenen Platze, »Trophospongien«. Entgegen HOLMGRENS Ansicht sind diese Chromidien im Sinne GOLDSCHMIDTS, da sie sich mit Chromatinfarben färben. Da die Basalkörper und die Faserwurzeln die gleichen färberischen Eigenschaften haben, so müssen wir sie ihrer Natur nach gleichfalls hierher rechnen.

B. Zur Genese.

15) Mitotische Teilungen in Flimmerzellen wurden gefunden:

a) In den Zellen der *Anodonta*-Kiemen, wo sie schon WALLENGREN beschrieben hatte, ferner

b) noch in denen der Typhlosolis der Muschel und

c) in den Lebergangzellen von *Helix*. Damit ist gezeigt, daß die alte Auffassung, Flimmerzellen könnten sich nicht teilen, nicht mehr aufrechterhalten werden kann. Die Teilungen verlaufen in allen wesentlichen Punkten gleich, und zwar so, wie dies WALLENGREN an seinem Objekt beschrieben hat. Was speziell die Genese des Cilienapparates dabei betrifft, so muß ich WALLENGREN gegen GURWITSCH insofern zustimmen, als sich hier zuerst die Basalkörper und von ihnen ausgehend erst dann die Zwischenstücke und Cilien einerseits, die Faserwurzeln andrerseits bilden.

16) Ich konnte wie WALLENGREN zeigen, daß das Diplosom in Flimmerzellen als Teilungsorgan wirkt, also ein echtes Centrosom darstellt. Damit ist der Einwand widerlegt, der Diplosomen überhaupt vollständig ihre centrosomale Natur abspricht. Das aber bleibt sicher bestehen, daß die außerordentliche Seltenheit von Mitosen in Flimmerzellen darauf schließen läßt, daß die Diplosomen im allgemeinen eine andre Rolle als die der Teilung auszufüllen haben. Ihre konstant nahe Lage an der Zelloberfläche in Flimmerzellen und flimmerlosen Epithelien spricht vielmehr dafür, daß ihnen hier eine Vermittlung irgendwelcher rätselhafter Art zwischen Außenwelt und Zelle zukommt.

17) Da, wie dies schon WALLENGREN bewies, zwischen Basalkörpern und Centrosomen keinerlei Beziehungen bestehen oder mit andern Worten, die Basalkörper an der Teilung der Metazoenflimmerzellen keinerlei aktiven Anteil nehmen, so kann für diese Zellen die HENNEGUY-LENHOSSÉKsche Theorie nicht mehr aufrechterhalten werden.

C. Zur Funktion des Wimperapparates.

18) Sitz der Erregung der Cilie ist ihre Ansatzstelle an der Zelle, gleichviel ob diese in einen scharf abgesetzten Zellsaum (Typhlosolis) oder in einen Stäbchensaum (*Helix*-Darm) differenziert ist oder nicht. In letzterem Falle ist der Erregungsausgang in dem kugelförmig verdickten Ende des Stäbchens zu suchen.

19) Immer geht die Erregung vom außen umgebenden Plasma aus, nie vom inneren Achsenfaden oder von den Basalkörpern. Das umgebende Plasma ist der kontraktile, der eingeschlossene Achsenfaden der elastische Teil des Geißelapparates. Die Basalkörper dienen lediglich zur Verstärkung des Stützpunktes bei der Bewegung als eine Art Gelenk und als Führung für die Achsenfäden (s. u.). Die Achsenfäden sind das elastische innere Skelett der Cilie.

20) Da sich zeigte, daß durch experimentelle Einwirkung wie auf natürliche Weise — auf den hiebei leitenden Gedankengang kann hier in Kürze nicht eingegangen werden — in den Zellen mit den stärksten Faserwurzeln (Typhlosolis, schmale Zellen) die bedeutendsten, in solchen mit weniger entwickelten (Typhlosolis, breite Zellen) geringere und in solchen endlich ohne Faserwurzeln (Frosch, Rachen) keine Verkürzungen der Cilien zu erreichen waren, so erhellt daraus, daß den Faserwurzeln die Rolle der Verkürzung zukommt. Dies geschieht in dem Sinne, wie Goldschmidt das gleiche Phänomen an der *Mastigella*-Geißel gedeutet hat. Es kann sich nämlich in beiden Fällen, da jedesmal gezeigt wurde, daß der Achsenfaden, bzw. die Faserwurzel als Fortsetzung desselben, der elastische, das ihn umgebende Plasma dagegen der kontraktile Teil sei, nur um ein Vorstoßen bzw. Rückwärtsziehen des Fadens und nicht um Eigenkontraktionen desselben dabei handeln.

In dieser Übersicht habe ich versucht, nur die gesicherten Ergebnisse meiner Untersuchung kurz zusammenzufassen, und habe alles, was in derselben nur Vermutung ist, weggelassen. Ich werde versuchen, in einer späteren Arbeit manche von dieser letzteren Art näher zu begründen. Die hiezu nötigen Vorarbeiten sind schon teilweise gemacht worden.

Zum Schlusse sei es mir erlaubt, all denen, welche mich bei dieser Arbeit mit Rat und Tat unterstützten, zu danken. Vor allem schulde ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Hertwig, in dessen Laboratorium diese Arbeit zustande kam, für das mir stets gütigst entgegengebrachte Wohlwollen verbindlichsten Dank. Besonders möchte ich auch Herrn Dr. Goldschmidt meinen ergebensten Dank sagen. Ihm danke ich nicht nur das Thema der Untersuchung und die Leitlinien ihres Gedankenganges, sondern auch vielfachen

Rat während derselben, zahlreiche Literaturangaben und Korrekturen. Herrn Assistenten Dr. POPOFF danke ich bestens für seine vielfachen Bemühungen und Ratschläge.

München, Juni 1909.

Literaturangabe.

1. —— Sur le développment des fentes branchiales etc. chez l'Amphioxus. (Note préliminaire). Anat. Anz. Bd. 34. 1909.
2. ALBERTONI, PETER. Wirkung des Cocains auf die Contractilität des Protoplasmas. PFLÜGERS Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 48. 1891.
3. APATHY, STEFAN. Tamílmánya Najadeák Szövettanáról. Értekezések a Természettudományok köréböl, kiadja a M. T. Akad. XVI. Köt. VIII. f. 1884. (Zitiert a. APATHY i. Mitt. a. d. Z. St. N. 1897.)
4. —— Studien über die Histologie der Najaden. Biolog. Centralbl. Bd. 7. 1887—88.
5. —— Das leitende Element des Nervensystems usw. Mitteil. a. d. Zool. Stat. Neapel. Bd. 12. 1897.
6. —— M. HEIDENHAINS und meine Auffassung der contractilen u. leitenden Substanz usw. Anat. Anz. Bd. 21. 1902.
7. ARNOLD, J. Über Struktur und Architektur der Zellen. 1. Mitteil. A. f. mikr. Anat. Bd. 52. 1898.
8. AWARINZEW, S. Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten. Zool. Anz. Bd. 31. Nr. 251. 1907.
9. BALLOWITZ, E. Über Sichtbarbeit und Aussehen der ungefärbten Centrosomen in ruhenden Gewebszellen. Zeitschr. f. w. Mikr. Bd. 14. 1897.
10. —— Notiz über die oberfl. Lage d. Centralkörper in Epithelien. Anat. Anz. Bd. 14. 1898.
11. —— Die Riechzellen des Flußneunauges. A. f. mikr. Anat. Bd. 65. 1905.
12. BARY, A. DE. Die Mycetozoen. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. 10. 1860.
13. BELAJEFF, WL. Über die Cilienbildner i. d. spermatogenen Zellen. Ber. d. deutsch bot. Ges. Bd. 16. 1898.
14. —— Über die Centrosome in den spermatogenen Zellen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 17. 1900.
15. BENDA, C. Weitere Mitteilungen über die Mitochondria. Verh. d. physiol. Ges. z. Berlin. Jahrg. 1898—99. 7. Sitz. Febr. 1899.
16. BERGEL. Beiträge zur Physiologie der Flimmerbewegung. A. f. d. ges. Phys. Bd. 78. 1899.
17. BERGEN, FREDRIK VON. Zur Kenntnis gewisser Strukturbilder (»Netzapparate« usw.) i. Protopl. usw. A. f. m. Anat. Bd. 64. 1904.
18. BIDDER. The Collar-cells of Heterocoela. Quart. Journ. of mikr. Science. Vol. XXXVIII. 1896. (Zit. n. H. N. MAIER, 1903.)
19. BONNET, ROBERT. Der Bau und die Circulationsverhältnisse der Acephalenkieme. Morph. Jahrb., herausgeg. v. C. GEGENBAUR. Bd. 3. 1877.
20. BOVARD, JOHN F. The structure and mov. of condylostoma patens. Univ. of Calif. public. Zool. Vol. 3. No. 14. 28. Sept. 1907.
21. BOVERI, THEODOR. Zellenstudien. Heft 4. Üb. d. Natur d. Centrosomen. Jena 1900.

22. Brasil, Louis. Contribution à la con. de l'appareil digestif des Annélides polychètes. Arch. d. zool. expér. 4. Série. Tome 2. Année 1904.
23. Brücke, Ernst. Über die Chylusgefäße u. d. Resorpt. d. Chylus. Denkschr. d. kais. A. d. W. Math. nat. Cl. Bd. 6. Wien 1854.
24. Brunn, Albert von. Flimmerepithel i. d. Gallengängen d. Frosches. Zool. Anz. 6. Jahrg. 1883.
25. Büchner, H. J. Eene methode tot het registreeren der trilhaarbeweging. Utrecht. 1877. (Zitiert a. Engelmann: Flimmeruhr.)
26. Bühlmann. Kenntnis d. krank. Schleimhant d. Respirationsorgane u. ihrer Prod. d. d. Mikroscop. Bern 1844. (War mir nicht zugänglich. Zitiert nach Friedreich.)
27. Bütschli, O. Protozoa. III. Abt. Bronn. Kl. u. Ord. d. Tierreichs. Leipzig 1887—89.
28. —— Bemerkungen über Cyanophyceen u. Bacteriaceen. A. f. Prot. k. Bd. 5. H. 1. 1902.
29. Carazzi, Dav. Contributo all'istologia e alla fisiologia dei Lamellibranchi. Mitt. a. d. Zool. St. z. Neapel. Bd. 12. 1897.
30. Carrière, Justus. Die Fußdrüßen d. Prosobranchier usw. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 21. 1882.
31. Cienkowski, L. Über einige Rhizopoden u. verw. Organismen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 12. 1876.
32. Clark. In: Annals and Magazin nat. hist. 4. Serie. 1. 1868. (Zitiert nach Fischer. Flagellaten.)
33. Dallinger u. Drysdale. In: Monthley Microscopical Journal. 1874. (Zit. n. Fischer. Flagellaten.)
34. Dobell, Clifford, D. Trichomastix serpentis, n. sp. The Quat. Journ. of Micr. Sc. Vol. 51. Part. 3. Aug. 1907.
35. —— The Structure and Life History of Copromonas subtilis, nov. gen. et nov. spec. The Quat. Journ. of. Micr. Sc. Vol. 52. Part. 1. Jan. 1908.
36. —— Researches on the Intest. Protozoa of Frogs and Toads. The Quat. Journ. of Micr. Sc. Vol. 53. Part. 2. Jan. 1909.
37. Doflein, F. Probleme der Protistenkunde. I. Die Trypanosomen. Jena 1909.
38. Duboscq, O. Sur la motilité des filaments axiales dans l. spermatozoïdes géants d. l. paludine. Compt. rend. d. l'assoc. d. anatomistes 9me réun. Lille 1907.
39. Eberth. Zur Kenntnis des feineren Baues der Flimmerepithelien. Arch. f. patholog. Anat. u. Physiol. Bd. 35. 1866.
40. —— Flimmerepithelcyste im Gehirn. Ibid.
41. —— Cyste mit Flimmerepithel in der Leber. Ibid.
42. Eimer, Th. Weitere Nachrichten über d. Bau d. Zellkerns, nebst Bem. über Wimperepithelien. A. f. m. Anat. Bd. 14. 1877.
43. Eismond, J. Über d. Natur d. sog. kinetischen Centren der Zellen. Verh. d. anat. Ges. z. Pavia. 1900.
44. Ellermann, W. Über die Struktur d. Darmepithelzellen von Helix. Anat. Anz. Bd. 16. 1899.
45. Engelmann, Th. W. Über die Flimmerbewegung. Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Nat. Bd. 4. 1868.
46. —— Flimmeruhr und Flimmermühle. Sep. a. Pflügers Arch. f. d. ges. Phys. Bd. 15.

47. ENGELMANN, TH. W. Physiologie der Protoplasma- u. Flimmerbewegung. HERMANN, Handbuch d. Physiologie. Bd. 1. T. 1. 1879.
48. —— Zur Anatomie u. Physiologie d. Flimmerzellen. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 23. 1880.
49. ENTZ, GÉZA. Zur näheren Kenntnis der Tintinniden. Mitt. d. Zool. Stat. z. Neapel. Bd. 6. 1886.
50. ERLANGER, R. v. Bemerkungen üb. d. wurmförmigen Spermatozoen v. Paludina vivip. Anat. Anz. Bd. 14. 1898.
51. FISCH, C. Untersuchungen über einige Flagellaten u. verwandte Organismen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 42. 1885.
52. FISCHEL, ALFRED. Zur Histologie der Urodelen-Cornea u. d. Flimmerepitels. Anat. Hefte. 1. Abt. Bd. 15. Heft 48. 1900.
53. FISCHER, A. Über die Geißeln einiger Flagellaten. Jahrbüch. f. wiss. Botan. Bd. 26. 1894.
54. —— Fixierung, Färbung u. Bau d. Protoplasmas. Jena. 1899.
55. FLEMMING, W. Die haartragenden Sinneszellen i. d. Oberhaut d. Mollusken. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 5. 1869.
56. —— Zellsubstanz, Kern und Zellteilung. Leipzig. 1882.
57. —— Neue Beiträge zur Kenntnis d. Zelle. 2. Teil. A. f. m. An. Bd. 37. 1891.
58. —— Über Zellteilung. Verh. d. anat. Ges. a. d. 5. Vers. z. München. 1891.
59. FOL, HERM. Lehrbuch d. vergl. mikr. Anatomie. Leipzig. 1896.
60. FRANCA, C. Le Trypanosome de l'Anguille (T. granulosum Lav. et Mesn.) Archivos do real instituto bacteriologico camara pestana. Tome 2. Fasc. 1. Lisbonne. Jan. 1908.
61. FRENZEL, JOH. Über die Mitteldarmdrüse der Crustaceen. Mitt. a. d. Z. St. z. Neapel. Bd. 5. 1884.
62. —— Zum feineren Bau d. Wimperapparates. Arch. f. m. Anat. Bd. 28. 1886.
63. FRIEDREICH, N. Einiges über d. Struktur d. Cylinder- u. Flimmerepithelien. A. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 15. 1858.
64. —— Über d. Struktur d. Cylinder- u. Flimmerepithelien. Amtl. Ber. üb. d. 34. Vers. deutsch. Nat. u. Ärzte i. Karlsruhe. 3. Sitz. An. phys. Abt. 1859.
65. FUCHS, HUGO. Über das Ependym. Verh. d. an. Ges. a. d. 16. Vers. i. Halle. 1902.
66. —— Über Beobachtungen an Secret- u. Flimmerzellen. Anat. Hefte. 1. Abt. H. 77. (Bd. 25. H. 3.) 1904.
67. FÜRST, C. M. Haarzellen u. Flimmerzellen. Anat. Anz. Bd. 18. 1900.
68. GAST, REINH. Beiträge zur Kenntnis v. Apsilus vorax (Leidy). Z. f. w. Z. Bd. 67. 1900.
69. GAULE, J. Das Flimmerepithel der Aricia foetida. A. f. Physiol. Jahrg. 1881. 1881.
70. GOLDSCHMIDT, R. Amphioxides. Deutsche Tiefsee-Expedition. 1898—99. Bd. 12.
71. —— Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb. Bd. 21. H. 1. 1904.
72. —— Die Chromidien d. Protozoen. A. f. Protistenk. Bd. 5. 1904.
73. —— Lebensgeschichte d. Mastigamöben Mastigella vitr. n. sp. u. Mastigina set. n. sp. A. f. Protistenk. Supplement 1. Jena 1907.
74. GREEFF, RICH. Pelomyxa palustris etc. A. f. mikr. Anat. Bd. 10. 1874.

75. Grobben, C. Morphologische Studien über d. Harn- u. Geschlechtsapp. sow. d. Leibeshöhle d. Cephalopoden. Arb. a. d. Zool. Inst. d. Univ. Wien u. d. Z. St. i. Triest. Bd. 5. 1884.

76. Gruber, Aug. Studien über Amöben. Ztschr. f. w. Z. Bd. 41. 1885.

77. Günther, Adolf. Weitere Beitr. z. Kenntn. d. fein. Baues ein. Infusorien a. d. Wiederkäuermagen u. d. C. d. Pferdes. Z. f. w. Z. Bd. 67. 1900.

78. Gurwitsch, Alex. Studien über Flimmerzellen. Teil 1. A. f. m. A. Bd. 57. 1900.

79. —— Die Haarbüschel der Epithelzellen i. Vas epididymidis d. Mensch. A. f. m. A. Bd. 59. 1901.

80. —— Morphologie u. Biologie d. Zelle. Jena. 1904.

81. Haeckel, E. Zur Entwicklungsgeschichte d. Siphonophoren. Utrecht. 1869.

82. —— Biologische Studien. Heft 1. Leipzig. 1870. (Zit. a. Haeckel, Kalkschwämme.)

83. —— Die Kalkschwämme. Berlin. 1872.

84. Hamburger, Cl. Zur Kenntnis der Dunaliella salina usw. Arch. f. Prot.k. Bd. 5. H. 6. 1905.

85. Hamlyn-Harris-Ronald. Die Statocysten der Cephalopoden. Zool. Jahrb. Abt. f. An. u. Ont. Bd. 18. 1903.

86. Hartmann, M. u. Prowazek, S. v. Blepharoplast, Caryosom und Centrosom. A. f. Protistenk. Bd. 10. 1907.

87. Heidenhain, M. Centralkörperpräparate. Verh. d. a. Ges. a. d. 10. Vers. i. Berlin. 1896.

88. —— Neue Erläuterungen zum Spanunngsgesetz der centrierten Systeme. Morph. Arb. her. v. Schwalbe. Bd. 7. 1897.

89. —— Über die Mikrocentren mehrkerniger Riesenzellen sow. üb. d. Centralkörperfrage im allgemeinen. Ibid.

90. —— Über eine eigentümliche Art protoplasmatischer Knospung a. Epithelien und ihre Bez. z. Mikrocentrum. A. f. m. A. Bd. 54. 1899.

91. —— Über d. Struktur d. Darmepihelzellen. A. f. m. A. Bd. 54. 1899.

92. —— Beiträge zur Aufklärung d. wahr. Wesens faserförmiger Differenzierungen. Anat. Anz. Bd. 16. 1899.

93. —— Über die erste Entstehung d. Schleimpfröpfe beim Oberflächenepithel d. Magens. Anat. Anz. Bd. 18. 1900.

94. —— Struktur der kontraktilen Materie. 2. Teil. Erg. d. An. u. Entwicklg. Bd. 10. 1901.

95. —— Weitere Beiträge z. Beleuchtung d. genet. Verh. zw. molekularer u. histologischer Struktur. Anat. Anz. Bd. 21. 1902.

96. —— Das Protoplasma u. d. kontraktilen Fibrillärstrukturen. Anat. Anz. Bd. 21. 1902.

97. —— Plasma und Zelle. 1. Abt. 1. Lief. Jena. 1907.

98. —— u. Cohn, Th. Über die Mikrocentren i. d. Geweben d. Vogelembryos usw. Morph. Arb. her. v. Schwalbe. Bd. 7. 1897.

99. Henneguy, L. F. Leçons sur la cellule. Paris. 1896.

100. —— Sur les rapports des cils vibratiles avec les centrosomes. Archives d'anatomie micr. Tome 1. 1897.

101. —— Les insectes. Paris. 1904.

102. Henry, A. Phénomènes sécrétoires dans l'Epididyme des Mammifères. Bibliogr. anat. fasc. 5. 1898.

103. Henry, A. Étude histologique d. l. fonction sécrétoire de l'épidid. chez l. vertébrés sup. Arch. d'an. micr. T. 3. 1900.
104. Hensen, V. Über das Auge einiger Cephalopoden. Z. f. w. Zool. Bd. 15. 1865.
105. Hertwig, O. Allgemeine Biologie. 2. Aufl. Jena. 1906.
106. Hertwig, R. Über Mikrogromia socialis. A. f. m. A. Bd. 10. Supplement. 1874.
107. —— Über Kernteilung, Richtungskörperbildung u. Befr. v. Actinosphaerium Eichh. Abh. d. k. bayr. Akad. d. W. 2. Kl. Bd. 19. 3. Abt. 1898.
108. —— u. Lesser, E. Über Rhizopoden u. dens. nahestehende Organismen. 3. T. Heliozoa. A. f. m. A. Bd. 10. Suppl. 1874.
109. Hesse, R. Untersuchungen üb. d. Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. 6. T. Zeitschr. f. w. Z. Bd. 68. 1900.
110. —— — 7. T. Ibid. 1901.
111. Hieronymus, G. Über Stephanosphaera pluviatilis Cohn. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, herausgeg. v. F. Cohn. Bd. 4. 1887.
112. Holmgren, Emil. Über die »Trophospongien« d. Nebenhodenzellen u. d. Lebergangzellen von Helix pom. Anat. Anz. Bd. 22. 1903.
113. —— Beiträge zur Morphologie der Zelle. 2. Verschiedene Zellarten. Anat. Hefte. 1. Abt. 75. H. (Bd. 25. H. 1.) 1904.
114. —— Zur Kenntnis d. zylindrischen Epithelzellen. A. f. m. A. Bd. 65. 1905.
115. Holmgren, Nils. Über d. morphol. Bedeutung d. Chitins bei d. Insekten. Anat. Anz. Bd. 21. 1902.
116. —— Studien über Cuticularbildungen. 1. Über Cuticularb. bei Chaetoderma nitidulum. Lov. Anat. Anz. Bd. 22. 1903.
117. Jijima, Isao. Untersuch. über d. Bau u. d. Entwicklungsgesch. d. Süßwasser-Dendrocoelen (Tricladen). Z. f. w. Z. Bd. 40. 1884.
118. Ikeda. R. Über d. Epithel im Nebenhoden d. Menschen. Anat. Anz. Bd. 29. 1906.
119. Ikeno, S. Unters. üb. d. Entw. d. Geschlechtsorgane u. d. Vorg. d. Befruchtung bei Cycas revoluta. Jahrb. f. wissenschaftl. Botan. Bd. 23. 1898.
120. Jacobi, R. Anatomisch-histol. Unters. d. Polydoren d. Kieler Bucht. In.-Dissert. Weißenfels 1883.
121. Jahn, E. Myxomycetenstudien. 3. Kernteil. u. Geißelbildung bei d. Schwärmern v. Stenomitis flacc. List. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 22. H. 2. Jahrg. 1904.
122. Jeleniewski, Zenon. Zur Morph. u. Physiol. d. Epithels d. Nebenhodens. Anat. Anz. Bd. 24. 1904.
123. Johnson, Herb. J. A Contribution to the Morph. and Biology of the Stentors. Journ. of Morph. Vol. 8. 1893.
124. Joseph, Heinr. Beiträge zur Flimmerzellen- u. Centrosomenfrage. Arb. a. d. Z. Inst. d. Univ. Wien. Bd. 14. 1903.
125. —— Über die Centralkörper der Nierenzelle. Verh. d. an. G. a. d. 19. V. i. Genf. 1905.
126. Karsten, G. Über Beziehungen d. Nucleolen zu d. Centrosomen bei Psilotum triquetr. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 11. Jahrg. 1893.
127. Keysselitz, G. Über die undulierende Membran bei Trypanosomen u. Spirochaeten. Arch. f. Prot.k. Bd. 10. 1907.
128. —— Studien über Protozoen. A. f. Pr.k. Bd. 11. 1908.
129. Klebs, Georg. Flagellatenstudien. 2. T. Z. f. w. Z. Bd. 55. 1893.

130. Kleinenberg, Nic. Die Entstehung d. Annelids a. d. Larve v. Lopadorhynchus. Z. f. w. Z. Bd. 44. 1886.

131. Kölliker, A. Das Sonnentierchen, Actinophrys sol. Z. f. w. Z. Bd. 1. 1849.

132. —— Handbuch d. Gewebelehre d. Menschen. 2. Aufl. Leipzig. 1855.

133. —— In: Amtl. Ber. üb. d. 34. Vers. d. Nat. u. Ärzte i. Karlsruhe. 3. Sitz. Sept. 1858. An. physiol. Abt. Karlsruhe. 1859.

134. Kölsch, Karl. Untersuchungen üb. d. Zerfließungserscheinungen der ciliaten Infusorien. Zool. Jahrb. Bd. 16. 1902.

135. Koltzoff, N. K. Studien üb. d. Gestalt d. Zelle. 1. Unt. üb. d. Spermien d. Dekapoden. A. f. m. A. Bd. 67. 1906.

136. —— — 2. Unters. üb. d. Kopfskelett des tierischen Spermiums. Arch. f. Zellforsch. Bd. 2. 1909.

137. Kostanecki. Die Befruchtung des Eies v. Myzostoma glabrum. A. f. m. A. Bd. 51. 1898.

138. Kühne, W. Über den Einfluß der Gase auf d. Flimmerbewegung. A. f. m. A. Bd. 2. 1866.

139. Künstler, J. Contribution à l'étude des flagellés. Bull. d. l. soc. zool. d. France p. l'année 1882. Vol. 7. 1882.

140. Kupelwieser, H. Untersuchungen üb. d. feineren Bau u. d. Metamorph. des Cyphonautes. Zoologica. H. 47. Bd. 19. 4. Lief. 1906.

141. Lang, Arn. Lehrbuch d. vergl. An. d. wirbellosen Tiere. Protozoa. 2. Aufl. Jena 1901.

142. Langerhans, P. Zur Anatomie d. Amphioxus lanc. A. f. m. Anat. Bd. 12. 1876.

143. Lauterborn, Rob. Protozoen-Studien. 4. T. Flagellaten aus dem Gebiete des Oberrheins. Z. f. w. Z. Bd. 65. 1899.

144. —— — 5. T. Zur Kenntnis einiger Rhizopoden u. Infusorien a. d. Gebiete des Oberrheins. Z. f. w. Z. Bd. 90. 1908.

145. Lécaillon, A. Sur les prolongements ciliformes de certaines cellules du Cousin adulte. Bull. d. l. Soc. Entom. d. France. 1899. Zit. n. Vignon, Différenciation.)

146. Léger, Louis. Sur quelques Cercomonadines nouvelles ou peu connues parasites de l'intestin des Insectes. A. f. Pr.k. Bd. 2. 1903.

147. —— La reproduction sexuée chez les Stylorhynchus. A. f. Pr.k. Bd. 3. 1904.

148. —— et Duboscq, O. Notes biologiques sur les grillons. 4. Sécrétion intestinale. Arch. d. Zool. expér. et gén. Notes et rev. 3. Sér. T. 8. Année 1900.

149. —— et Haggenmuller, P. Sur la structure des tubes de Malpighi chez quelques Coléoptéres ténébrionides. Bull. d. l. Soc. Entom. d. France 1899. (Zit. a. Vignon, Différenciations.)

150. Lendenfeld, R. v. Der Tierstamm der Spongien. D. Zool. Garten. Jg. 38. 1897.

151. Lenhossék, M. v. Über Flimmerzellen. Verh. d. an. Ges. i. Kiel. 1898.

152. Löffler, F. Eine neue Methode zum Färben der Mikroorganismen, im bes. ihrer Wimperhaare u. Geißeln. Centralbl. f. Bacteriol. u. Parasitenk. Bd. 6. 1889.

153. Maas, O. Über die Entwicklung des Süßwasserschwammes. Sep. Abdr. a. Ztschr. f. w. Z. Bd. 50. H. 4. 1890.

154. Maas, O. Die Weiterentwicklung der Syconen nach der Metamorphose. Z. f. w. Z. Bd. 67. 1900.
155. Mackinnon, D. L. and Vlès, F. On the Optical Properties of Contractile Organs. Journ. of the Royal Micr. Society. For the Year 1908.
156. Maier, Herm. Nic. Über den feineren Bau der Wimperapparate der Infusorien. A. f. P.k. Bd. 2. 1903.
157. Marchi, P. Beobachtungen über Wimperepithel. A. f. m. An. Bd. 2. 1866.
158. Maupas, E. Contribution à l'étude morphologique et anatomique des Infusoires ciliés. Arch. d. z. expér. et gén. 2. Sér. T. 1. 1883.
159. Maurice, Charl. Espèce d'ascidie composite (Fragaroides aurantiacum n. sp.) Liège 1888. Thèse de Paris. (Archives de Biologie.) Sep. Abdr. (Zit. n. Plenge, Myctozoen.)
160. Mayer, Sigm. Zur Lehre vom Flimmerepithel, insbes. bei Amphibienlarven. Anat. Anz. Bd. 14. 1898.
161. Maziarski, Stan. Recherches cytologiques sur les organes segmentaires des Vers de terre. Polnisch. Arch. f. biol. u. med. Wissensch. Bd. 2. H. 1. Lemberg 1903.
162. Metalnikoff, S. Sipunculus nudus. Z. f. w. Z. Bd. 68. 1900.
163. Meves, Friedr. Zur Entstehung der Axenfäden menschlicher Spermatozoen. Anat. Anz. Bd. 14. 1898.
164. —— Über Centralkörper in männl. Geschlechtszellen von Schmetterlingen. Anat. Anz. Bd. 14. 1898.
165. —— Über den Einfluß d. Zellteilung auf d. Secretionsvorgang an d. Niere d. Salamanderlarve. Festschr. z. 70. Geburtst. v. C. v. Kupffer. Jena. 1899.
166. —— Über oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung nach Beobacht. an Paludina u. Pygaera. Sep.-Abdr. a. A. f. m. Anat. Bd. 61. 1902.
167. Minchin, E. A. Note on the larva and the postlarval development of Leucosolenia var. H. etc. Proceed. Roy. Soc. Vol. 60. 1896.
168. —— Investigations on the Development of Trypanosomes in the Tsetse-Flies and other Diptera. The Quat. Journ. of Micr. Science. Vol. 52. Part. 2. March 1908.
169. Mingazzini, P. Richerche sul canale digerente dei Lamellicorni fitofagi. Insetti perfetti. Mitt. a. d. Z. St. z. Neapel. Bd. 9. 1889—1891.
170. Moroff, Theod. Die bei den Cephalopoden vorkommenden Aggregataarten usw. A. f. Pr.k. Bd. 11. 1908.
171. Nagai, H. Erstickung u. Narkose des Flimmerepithels. Z. f. allgem. Physiol. Bd. 5. 1905.
172. Nussbaum, Moritz. Ein Beitrag zur Lehre von der Flimmerbewegung. A. f. m. A. Bd. 14. 1877.
173. Patten, Will. Eyes of Molluscs and Arthropods. Mitt. a. d. Zool. St. z. Neapel. Bd. 6. 1886.
174. Perty, Max. Zur Kenntnis kleinster Lebensformen. Bern. 1852.
175. Peter, Karl. Das Centrum für die Flimmer- und Geißelbewegung. Anat. Anz. Bd. 15. 1899.
176. Pflüger, E. Die Endigungen der Absonderungsnerven in den Speicheldrüsen u. die Entwicklung der Epithelien. A. f. m. Anat. Bd. 5. 1869.
177. Plate, L. Studien über Protozoen. Zool. Jahrb. Bd. 3. 1889.

178. Plenge, Henrique. Über die Verbindungen zwischen Geißel und Kern bei den Schwärmerzellen der Mycetozoen u. bei Flagellaten usw. Verhandl. des naturhist.-medic. Vereins zu Heidelberg. Neue Folge. Bd. 6. Heidelberg. 1898—1901.

179. Polowzow, Wera. Über kontraktile Fasern in einer Flimmerepithelart u. ihre funktionelle Bedeutung. A. f. m. Anat. Bd. 63. 1904.

180. Posner, Carl. Histologische Studien über die Kiemen der acephalen Mollusken. A. f. m. Anat. Bd. 14. 1877.

181. Prenant, A. Cellules vibratiles et cellules à plateau. Bibliographie anatomique. T. 7. 1899.

182. —— Notes cytologiques. 5. Contribution à l'étude des cellules ciliées et des éléments analogues. Archives d'an. micr. Tome 3. 1899—1900.

183. Prowazek, S. v. Protozoenstudien. 3. Euplotes harpa. Arb. a. d. Zool. Inst. d. Univ. Wien. Bd. 14. 1903.

184. —— Flagellatenstudien. Arch. f. Protistenk. Bd. 2. 1903.

185. —— Die Kernteilung des Entosiphon. Ibid.

186. —— Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte. Bd. 5. H. 21. 1904.

187. —— Studien über Säugetiertrypanosomen. Arb. a. d. k. Ges. Amte. Bd. 22. H. 2. 1905.

188. —— Vergleichende Spirochaetauntersuchungen. Ibid. Bd. 26. H. 1. 1907.

189. Pütter, Aug. Die Reizbeantwortungen der ciliaten Infusorien. Sep. a. d. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 3. H. 4. 1904.

190. Purkinje. Über Flimmerbewegung im Gehirn. Müllers Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Medizin. Jahrg. 1836.

191. Retzius, Gust. Biologische Untersuchungen. Neue Folge. Bd. 12. Stockholm u. Jena.

192. Rhumbler, Ludw. Die verschiedenen Cystenbildungen u. die Entwiklungsgesch. d. holotr. Infusoriengattung Colpoda. Z. f. w. Z. Bd. 46. 1888.

193. —— Allgemeine Zellmechanik. Erg. d. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. 8. 1899.

194. Rossbach, M. J. Die rhythmischen Bewegungserscheinungen der einfachsten Organismen u. ihr Verhalten gegen physik. Agentien u. Arzneimittel. Arb. a. d. Zool. Institut in Würzburg. Bd. 1. 1874.

195. Rothert, W. Über das Schicksal der Cilien bei den Zoosporen der Phycomyceten. Ber. d. deutsch. botan. Ges. Bd. 12. Jahrg. 1894.

196. Schäfer, E. A. Theories of Ciliary Movement. An. Anz. Bd. 24. 1904.

197. Schaudinn, Fritz. Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma u. Spirochaete. Vorl. Mitteil. Arb. a. d. k. Ges.-Amt. Bd. 20. H. 3. 1904.

198. Schmidt, Oskar. Das Larvenstadium von Ascetta primordialis und A. clathrus. Arch. f. m. Anat. Bd. 14. 1877.

199. Schmincke, A. Zur Kenntnis der Drüsen der menschlichen regio respiratoria. A. f. m. An. Bd. 61. 1903.

200. Schneider, A. Beiträge zur Naturgeschichte der Infusorien. Müllers Arch. f. Anat., Physiol. u. w. Med. Jahrg. 1854.

201. Schneider, K. C. Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena. 1902.

202. —— Histologisches Praktikum der Tiere. Jena. 1908.

203. Schuberg, Aug. Zur Kenntnis des Stentor coeruleus. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ont. Bd. 4. 1891.

204. Schuberg, Aug. Über Cilien und Trichocysten einiger Infusorien. Arch. f. Protistenk. Bd. 6. 1905.
205. Schulze, Fr. Eilh. Zellmembran, Pellicula, Cuticula und Crusta. Verh. d. an. Ges. a. d. 10. Vers. i. Berliu. 1896.
206. Schumacher, Sig. v. Zur Biologie des Flimmerepithels. Sitz.-Ber. d. kais. Ak. d. W. Math. nat. Cl. Bd. 110. Abt. 3. Wien 1901.
207. Selensky, W. Untersuchungen über die sog. Urnen der Sipunculiden. Z. f. w. Zool. Bd. 90. 1908.
208. Seligo, Arth. Untersuchungen über Flagellaten. Beitr. z. Biologie d. Pflanzen, herausg. v. F. Cohn. Bd. 4. Breslau 1887.
209. Shaw, Walt. R. Über die Blepharoplasten bei Onoclea u. Marsilia. Vorl. Mitt. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 16. 1898.
210. Simroth, H. Zur Kenntnis des Bewegungsapparates der Infusionstiere. A. f. m. A. Bd. 12. 1876.
211. Sochaczewer, D. Das Riechorgan der Landpulmonaten. Z. f. w. Zool. Bd. 35. 1881.
212. Sommer, Alb. Über Macrotoma plumbea. Z. f. w. Z. Bd. 41. 1885.
213. Spee, Graf F. Beobachtungen über den Bewegungsapparat u. die Bewegung der Darmzotten usw. A. f. Anat. u. Physiol. An. Abt. Jahrg. 1885.
214. Statkewitsch, P. Galvanotropismus u. Galvanotaxis der Ciliata. Z. f. allgem. Physiol. Bd. 5. H. 4. 1905.
215. Sterki, V. Beiträge zur Morphologie der Oxytrichinen. Z. f. w. Z. Bd. 31. 1878.
216. Strasburger, Ed. Studien über Protoplasma. Jena. 1876.
217. —— Histologische Beiträge. Heft 4. Jena. 1892.
218. —— — Heft 6. Jena. 1900.
219. Stuart, Baron Alex. Über die Entwicklung einiger Opisthobranchier. Z. f. w. Zool. Bd. 15. 1865.
220. —— Über die Flimmerbewegung. Inaug.-Diss. Dorpat. 1867.
221. Studnička, F. K. Über die intercellularen Verbindungen, d. sog. Cuticularsaum u. d. Flimmerbesatz der Zellen. Sitz.-Ber. d. k. böhm. G. d. W. Math. nat. Cl. Jahrg. 1898. Prag. 1899.
222. —— Über Flimmer- u. Cuticularzellen mit bes. Berücksichtigung der Centrosomenfrage. Ibid. Jahrg. 1899. Prag. 1900.
223. —— Über den feineren Bau der Parietalorgane von Petromyzon marinus L. Ibid.
224. —— Untersuchungen über den Bau des Ependyms der nervösen Centralorgane. An. Hefte. 1. Abt. Bd. 14. H. 48. 1900.
225. Thiele, Joh. Die Mundlappen der Lamellibranchiaten. Z. f. w. Zool. Bd. 44. 1886.
226. Valentin, G. Artikel »Flimmerbewegung« in Wagner, Handwörterbuch d. Physiologie. Bd. 1. Braunschweig. 1842.
227. Van Gehuchten, A. Contribution à l'étude du mécanisme d'excrétion cellulaire. La cellule. T. 9. 1893.
228. Verworn, Max. Psycho-physiologische Protistenstudien. Jena. 1889.
229. —— Studien zur Physiologie der Flimmerbewegung. Arch. f. d. gesamte Physiol. Bd. 48. 1891.
230. Vignon, P. Différenciations cytoplasmiques, cils vibratiles et cuticules. Arch. d. zool. expér. et gén. Notes et revue. 3. Série. T. 8. 1900.

231. Vignon, P. Les cils vibratiles. Causeries scient. d. l. Soc. zool. d. France. No. 3. 1900. (Zit. n. Brasil, Annélides polychètes.)
232. —— Recherches de Cytologie générale. Sur les Épithéliums etc. Arch. d. Zool. expér. 3. Sér. T. 9. 1902.
233. Vlès, Fred. M. Sur la biréfringence apparente des cils vibratiles. Compt. rend. hebd. d. séanc. d. l'ac. d. sc. T. 146. Paris. 1908.
234. Vosmaer and Pekelharing. In Tijdschr. Nederl. Dierk. Ver. (ii), Deel. 4. 1893. p. 39. (Zitiert nach Plenge.)
235. Wallengren, Hans. Zur Kenntnis des Neubildungs- u. Resorptionsprozesses bei d. Teilung d. hypotrichen Infusorien. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ont. Bd. 15. 1902.
236. —— Zur Kenntnis der Flimmerzellen. Ztschr. f. allgem. Physiol. Bd. 5. 1905.
237. Webber, H. J. Notes on the fecundation of Zamia and the pollen tube apparatus of Ginko. Botanical Gazette. Vol. 24. 1897—98. (Zit. n. Heidenhain, Plasma u. Z.)
238. —— The Development of the Antherozoids of Zamia. Bot. Gaz. Vol. 24. 1897—98.
239. Wilson, Edm. B. The Cell in Development and Inheritance. New York. 1896.
240. Wolff, Max. Über die fibrillären Strukturen in der Leber des Frosches. Anat. Anz. Bd. 26. Jena. 1905.
241. Woltereck, R. Trochophorastudien. 1. Über d. Hist. d. Larve u. d. Entstehung d. Annelids bei d. Polygordiusarten der Nordsee. Zoologica. 1902.
242. Zimmermann, A. Über die Anwendung d. Methode v. Bielschowsky z. Darst. d. Bindegewebsfibrillen. Ztschr. f. wiss. Microsk. Bd. 25. H. 1. 1908.
243. Zimmermann, K. W. In Verh. d. an. Ges. auf d. 8. Vers. i. Straßburg 1894.
244. —— Beiträge zur Kenntnis einiger Drüsen und Epithelien. A. f. m. Anat. Bd. 52. 1898.

Anhang.

245. Eichhorst. Über die Entwicklung des menschlichen Rückenmarkes und seiner Formelemente. Arch. f. path. An. her. v. Virchow, Bd. 65. 1875.
246. Hatschek, Bert. Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arb. a. d. Z. I. Wien. Bd. 1. H. 3. 1878.
247. Berthold, G. Die geschlechtliche Fortpflanzung der eigentlichen Phaeosporeen. Mitt. d. Z. St. Neapel. Bd. 2. 1881.
248. Janssens, Fr. Les branchies des Acéphales. La cellule. Tome 9. 1893.
249. Schmidt, Curt. Über eigentümliche, aus dem Flimmerepithel hervorgehende Gebilde. A. f. m. A. Bd. 20. 1881—1882.
250. Ballowitz, E. Zur Kenntnis der Zellsphäre. A. f. An. u. Phys. An. Abt. Jahrg. 1898.

Tafelerklärung zu Tafel XXII u. XXIII.

Sämtliche Figuren wurden bei Benutzung von Zeiss-Compens. Ocularen u. Apochromaten gezeichnet. Mit Ausnahme von Fig. 10 geschah dies in der Weise, daß das Bild auf Objekttischhöhe mittels Abbeschem Zeichenapparat

projiziert wurde. Fig. 1, 2, 7, 8, 14, 15, 19, 20 u. 21 wurden von Universitätszeichner SKELL, die übrigen von mir ausgeführt.

Fig. 1. *Anodonta.* Typhlosolis. Schmale Zelle. Schmalseite. Verbindung der Cilien mit den Basalkörpern. Faserwurzeln mit Endfaden. Unterhalb der Basalkörper das »Diplosom«. 5 μ Fix. Subl. 2 T. Eisessig. F. Goldchrorid. Vergr. 1500f.

Fig. 2. *Anodonta.* Typhlosolis. Breite Zelle. Schmalseite. Verbindung der Cilien mit den Basalkörpern. Faserwurzeln mit Endfaden. 5 μ Fix. Subl. 2 T. Eisess. F. Goldchrorid. Vergr. 1500f.

Fig. 3. *Anodonta.* Typhlosolis. Schmale Zellen. Schmalseite. Faserwurzeln mit Endfäden. 5 μ Fix. Subl. 2 T. Eisess. F. Eis.-Häm. Vergr. 2250f.

Fig. 4. *Anodonta.* Typhlosolis. Breite Zellen. Kernkörperchenausstoßung. 5 μ Fix. Subl. 2 T. Eis. F. n. WEIGERT-HEIDENHAIN-VAN GIESON. Vergr. 1000f.

Fig. 5. Meerschweinchen. Ductulus efferens. Flimmerzelle mit Diplosomen und Schlußleiste, diese beiden in eine Ebene projiziert. 5 μ Fix. Subl. 2 T. Eis. F. Eisenhäm.-Lichtgrün. Vergr. 1500f.

Fig. 6. Dasselbe. Querschnitt in der Höhe der Schlußleisten, um die Diplosomen zu zeigen. 5 μ Fix. Subl. 2 T. Eis. F. E.-H.-Lichtgrün. Vergr. 1500f.

Fig. 7. *Anodonta.* Kieme. Mittlere Zelle in Mitose. Aufgelöster Basalapparat als dunkle Wolke sichtbar. Rechte Zelle mit Diplosom. 5 μ Fix. Subl. 2 T. Eis. F. E.-H. Vergr. 1500f.

Fig. 8. *Helix pomatia.* Lebergangzellen. Mittlere Zelle in Mitose. 5 μ Fix. Subl. 2 T. Eis. F. Boraxkarmin, Schnittfärbung. Vergr. 1000f.

Fig. 9. *Anodonta.* Typhlosolis. Breite Zellen. In der rechten Zelle sind die Cilien verquollen und nur noch ihre Achsenfäden sichtbar. 5 μ Fix. Subl. 2 T. Eis. F. E.-Häm. Vergr. 1500f.

Fig. 10. *Anodonta.* Typhlosolis. Durch Wärmeeinwirkung aus dem Verband losgelöste Zellen. a) Kernhaltige, faserwurzellose, b) kernlose, faserwurzelhaltige Zelle. In b übermäßige Verlängerung der Cilien. Nach einer nach dem Leben gefertigten Skizze.

Fig. 11. *Anodonta.* Typhlosolis. Schmale Zelle. Schmalseite. Flimmerapparat. c. = Cilien. ob. = »Obere Basalkörperchen«. zw. = Zwischenstücke mit durchtretenden Achsenfäden. ub. = Basalkörperchen. di = Diplosom. chr. = Chromatische Anhäufung um die Faserwurzeln. f.w. = Faserwurzeln. 5 μ Fix. Subl. 2 T. Eis. F. E.-Häm. Vergr. 2250f.

Fig. 12. *Anodonta.* Typhlosolis. Schmale Zellen. Breitseite. Flimmerapparat. Kontinuität: Cilie, Zwischenstück, Basalkörperchen, Faserwurzel. In der Zelle ganz rechts Diplosom. 4 μ Fix. nach BENDA. F. E.-Häm. Vergr. 1500f

Fig. 13. *Helix pom.* Lebergangzellen. Etwas schräger Schnitt. Kontinuität des Flimmerapparates. In zwei der sich nicht teilenden Zellen »Trophospongien«. Mitose mit deutlich sichtbaren Centrosomen. 5 μ Fix. Subl. 2 T. Eis. F. DELAFIELDsches Hämatox. Vergr. 1500f.

Fig. 14. *Helix.* Lebergangzelle. Im »toten Raum« »Trophospongium«. Austritt von Chromatin aus dem Kern zur Bildung des Trophospongiums (?). 5 μ Fix. Subl. 2 T. Eis. F. Borax-Karmin. Schnittfärbung. Vergr. 1000f.

Fig. 15. *Helix.* Lebergangzellen. »Trophospongien« im »toten Raum«. 5 μ. Fix. Subl. 2 T. Eis. F. Bor.-Karm. Schnittf. Vergr. 1000f.

Fig. 16. *Helix.* Lebergangzellen. Querschnitt in der Höhe der Trophospongien, um diese zu zeigen. 5 μ Fix. Subl. 2 T. Eis. F. DELAFIELD-Häm. Vergr. 1500f.

Fig. 17. *Anodonta.* Typhlosolis. Schmale Zellen. Schmalseite. Kontinuität von Cilie und Faserwurzel. Gezeichnet wurde nur, was ganz genau in einer Ebene lag. 1 μ. Fix. Formol $8^1/_2$%. F. E.-Häm. Vergr. 2250 f.

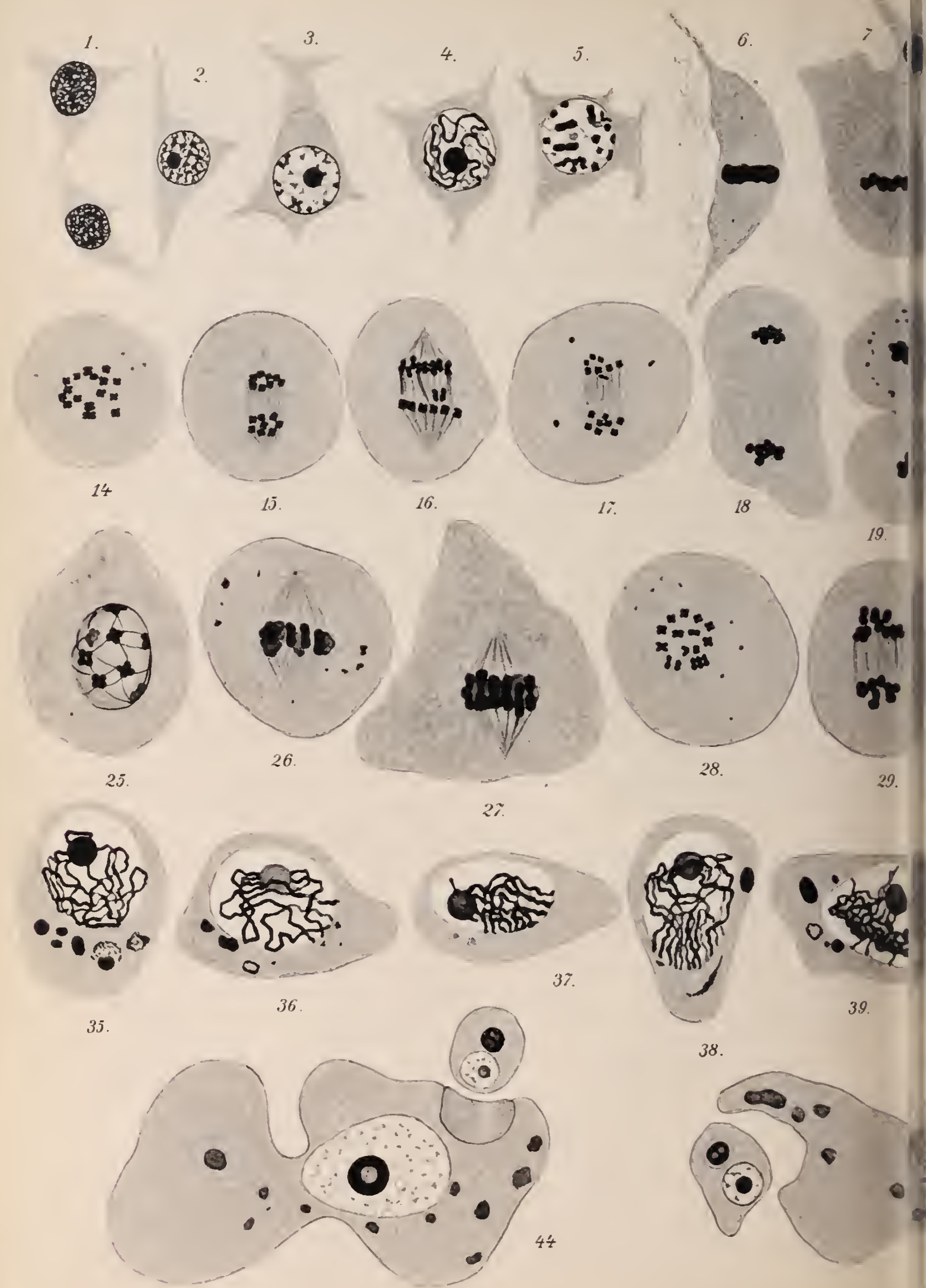
Fig. 18. *Anodonta.* Typhlosolis. Schmale Zelle. Schmalseite. Letztes Stadium der Mitose. Im Kern hat sich das Kernkörperchen gebildet. Die Centrosomen rücken, zum Diplosom vereint, gegen den schon ausgebildeten Flimmerapparat. 5 μ Fix. Subl. 2 T. Eis. F. E.-Häm. Vergr. 1500 f.

Fig. 19. Gleiches Obj. Beginn der Mitose. Cilien größtenteils verschwunden. Der basale Flimmerapparat noch vorhanden. Herabrücken des Diplosoms unter Vergrößerung desselben. Beginnende Schleifenbildung im Kern. Die Zelle hat sich von ihrer Basis abgehoben. 5 μ Fix. Subl. 2 T. Eis. F. E.-Häm. Vergr. 1500 f.

Fig. 20. Gl. Obj. Mitose. Flimmerapparat verschwunden. Das herabgerückte Centrosom teilt sich unter Strahlenbildung. Im Kern Schleifenbildung. 5 μ. Fix. Subl. 2 T. Eis. F. E.-H. Vergr. 1500 f

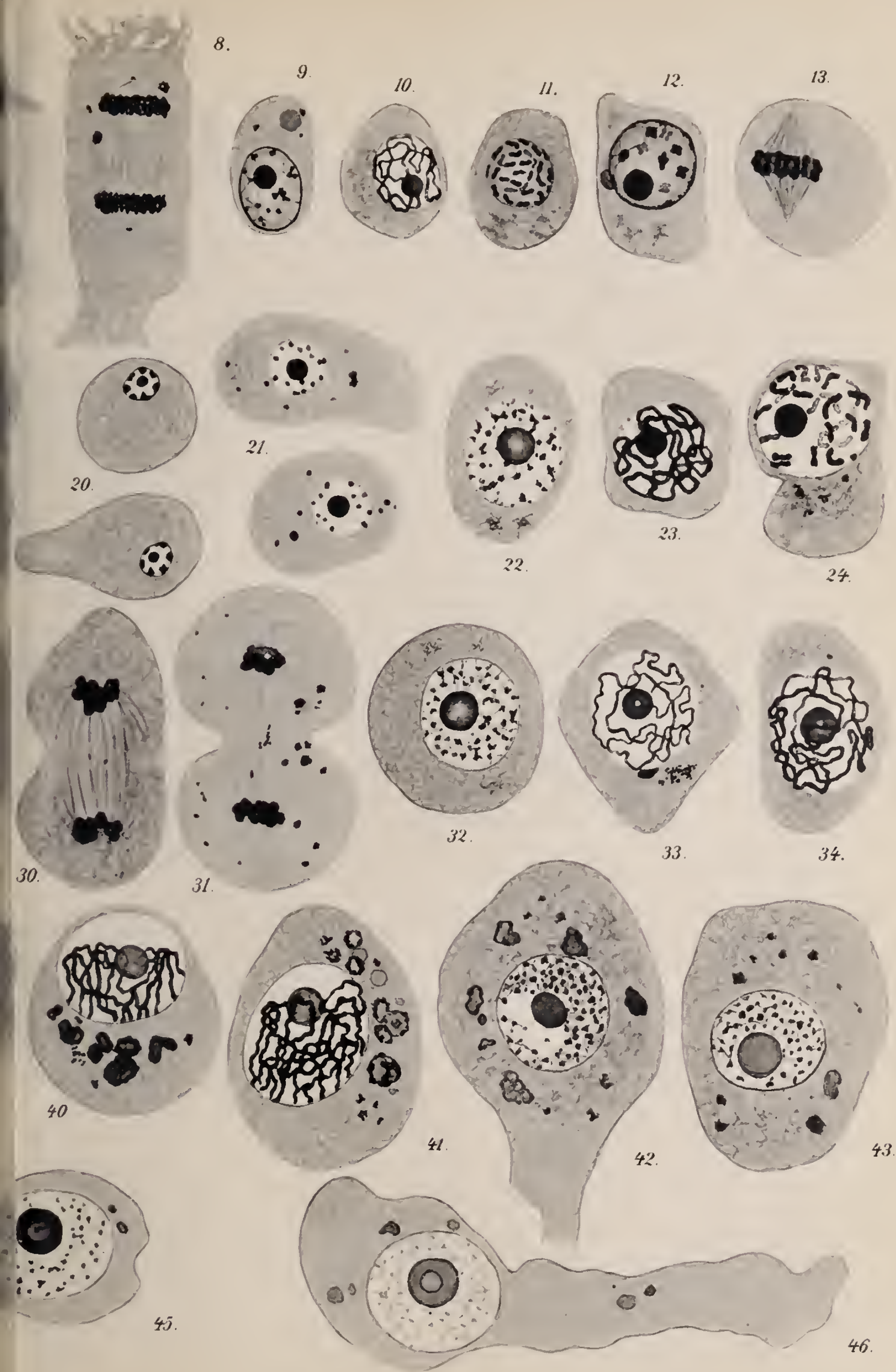
Fig. 21. Gl. Obj. Mitose. An Stelle der basalen Flimmerstrukturen eine dunkle Wolke. Auseinanderrückende Chromosomen. Rechts Centrosom sichtbar. Zelle gequollen. 5 μ. Fix. Subl. 2 T. Eis. F. E.-H. Vergr. 1500 f.

Fig. 22. *Helix pom.* Darmzelle. Cilientragender Stäbchensaum. Unter jedem Stäbchen ein Basalkorn. 5 μ. Fix. Subl. 2 T. Eis. F. E.-Häm. Vergr. 1500 f.



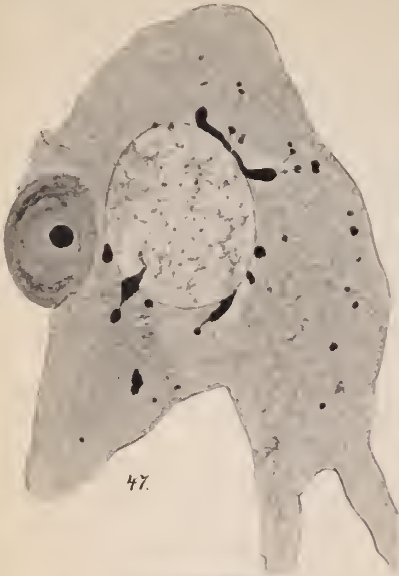
Jorgensen gez.

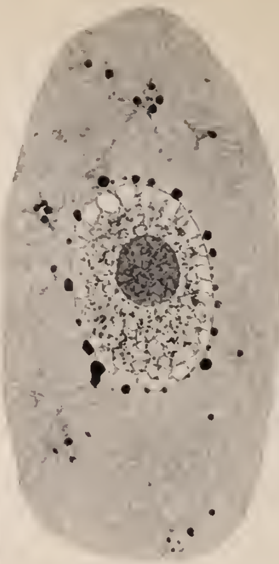
Verlag v. Wilhel

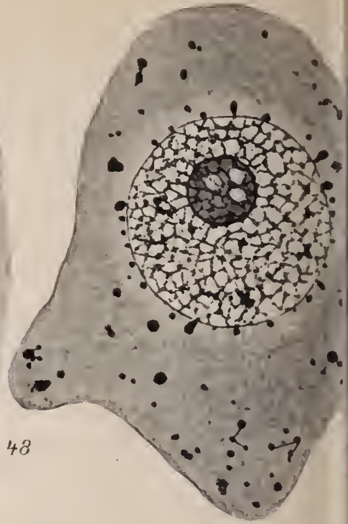


ann Leipzig

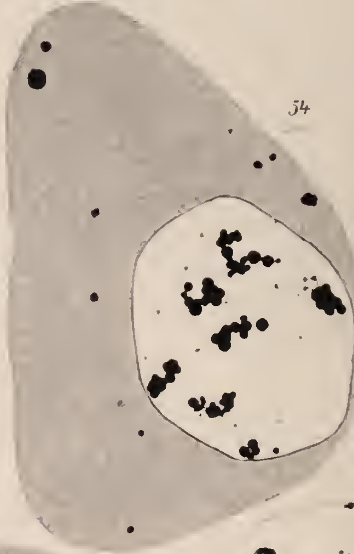
Lichtdruck v. C. G. Röder G. m. b. H. Leipzig

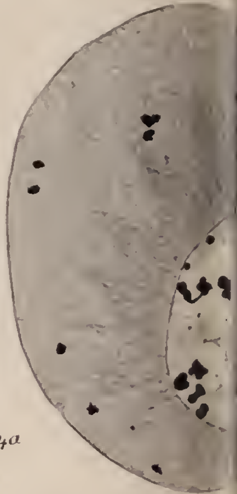


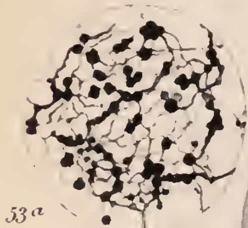


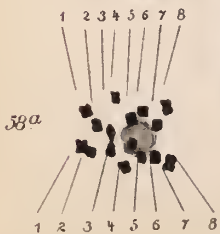


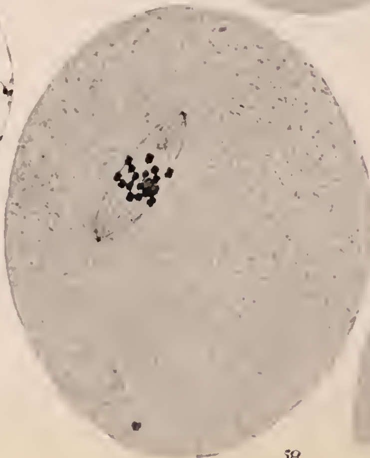


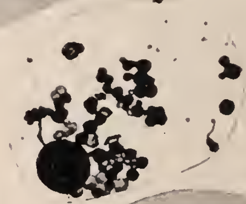


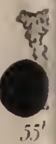


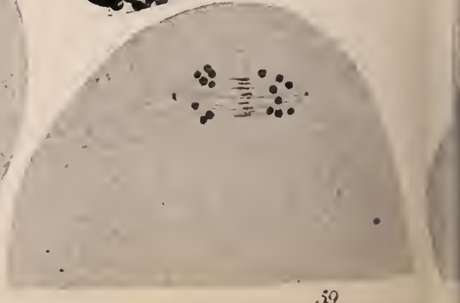




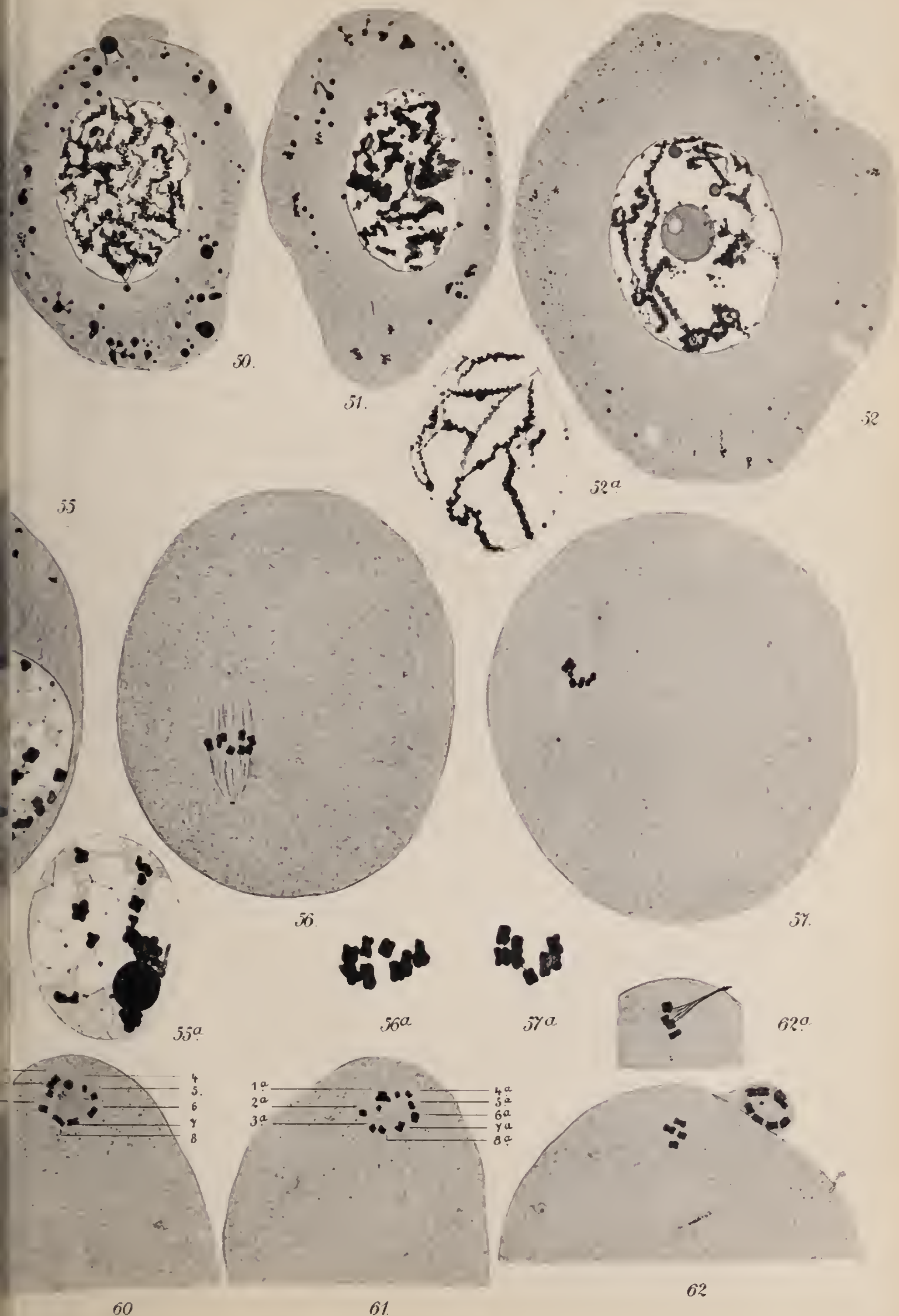




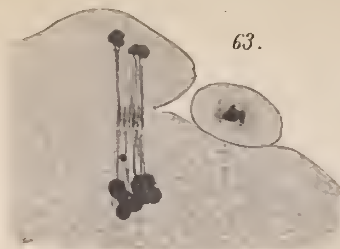


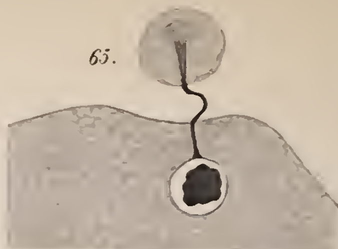


Jorgensen, gez.

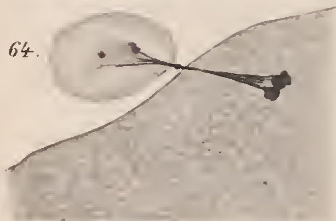


Wilhelm Engelmann, Leipzig
Lichtdruck v. C. G. Röder G.m.b.H. Leipzig.


63.

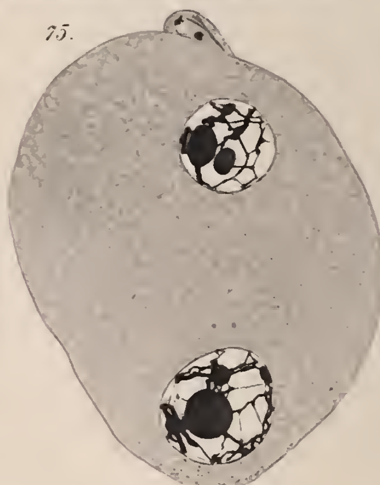

65.


67.

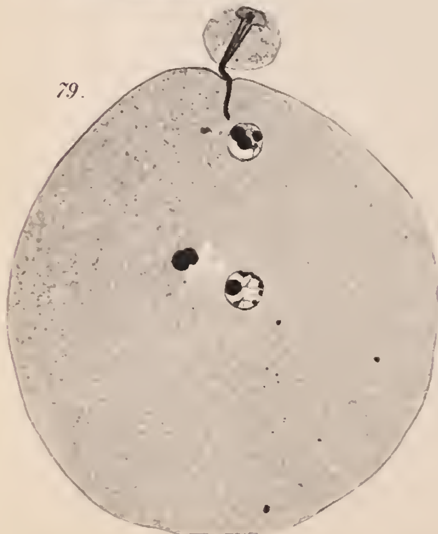

64.

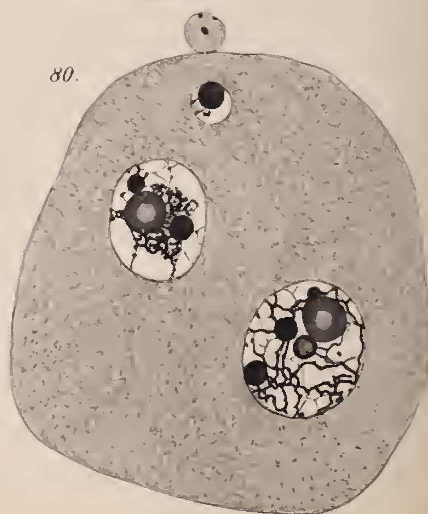

66.


74.


75.




79.


80.


81.


69.


70.


71.


72.

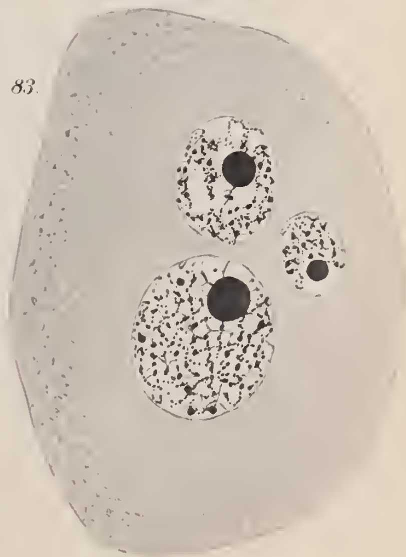

73.


77.


78.

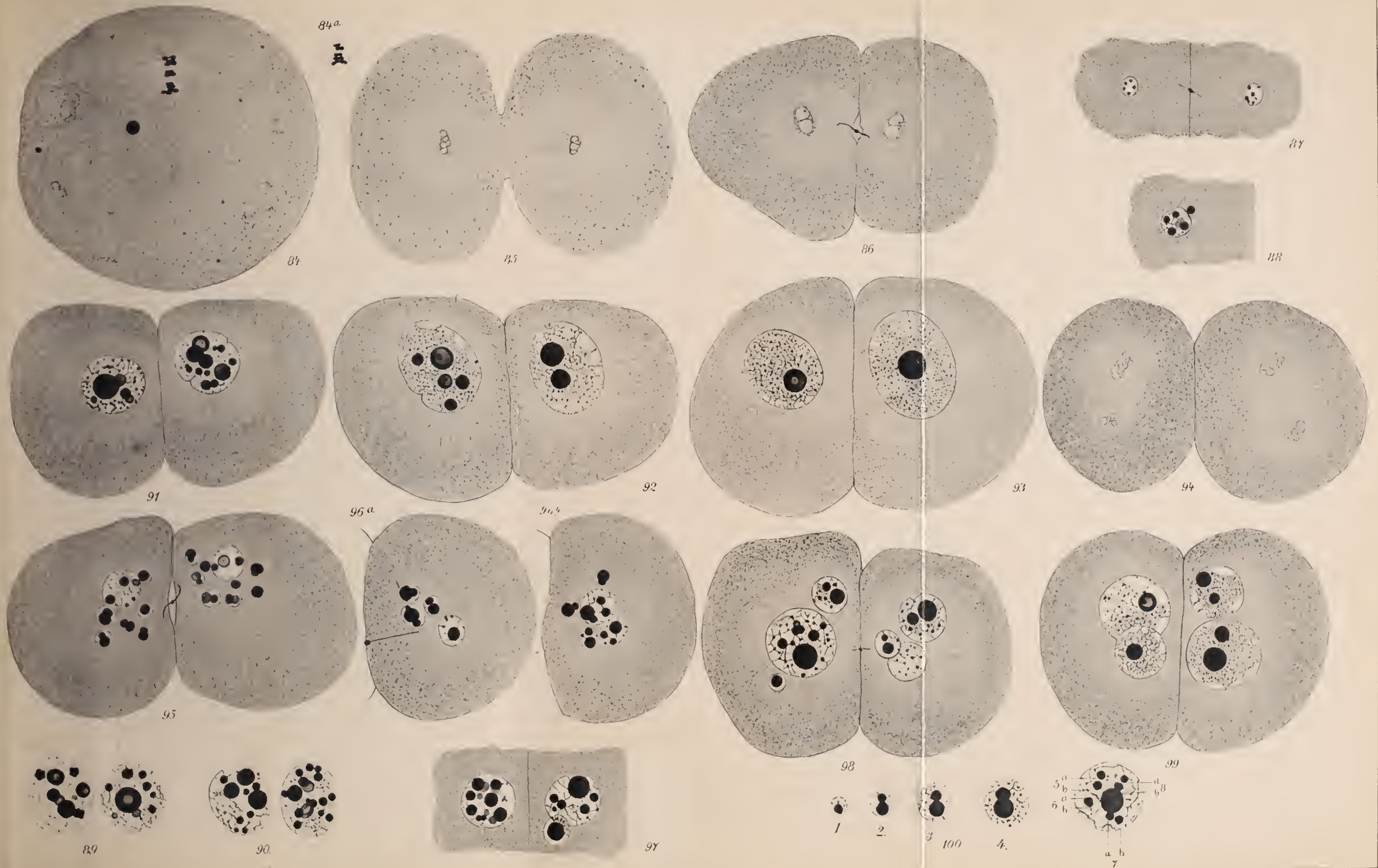

82.

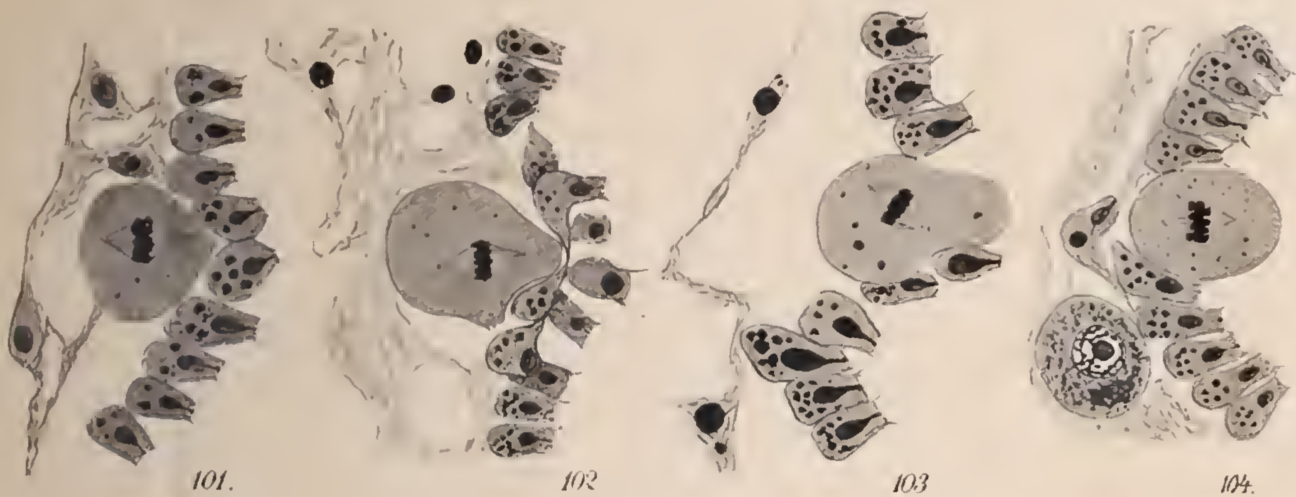

83.



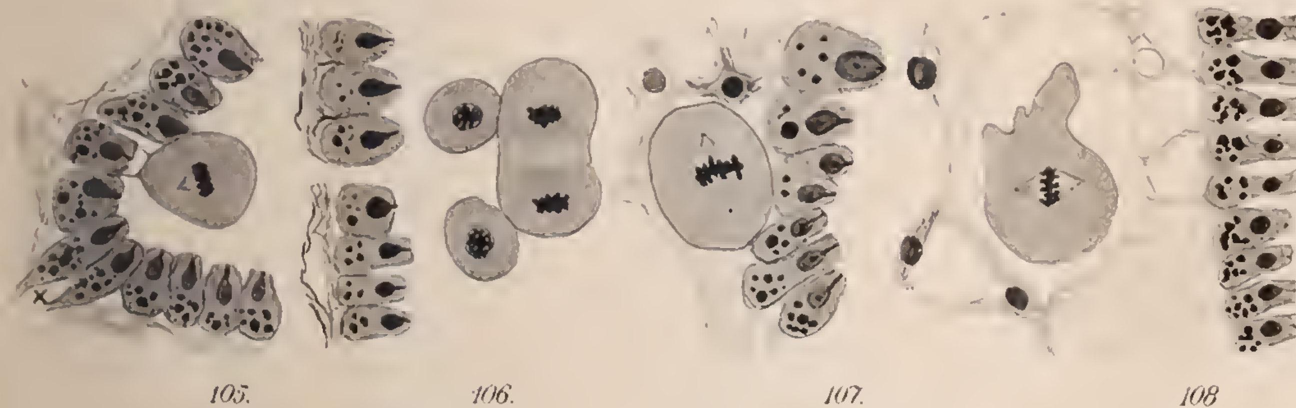
…mann Leipzig

Lichtdruck v. C. G. Röder Ges. m. b. H. Leipzig

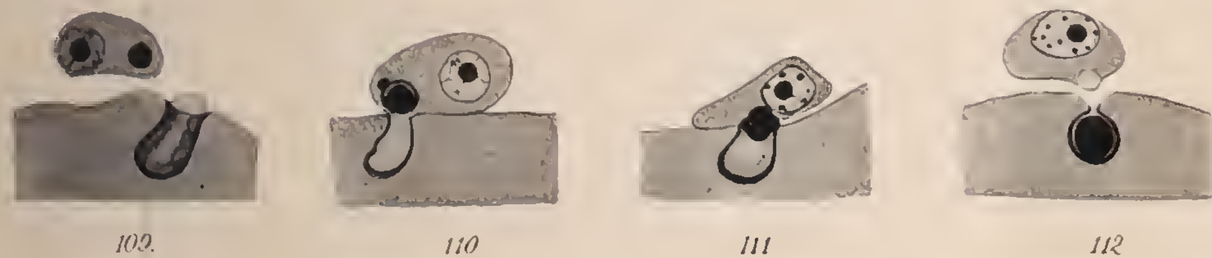

84a
84
85
86
87
88
91
92
93
94
96a
96b
95
98
99
89
90.
97
1
2.
3
100
4.
5 a
b
6 a
b
a
b 8
a b
7



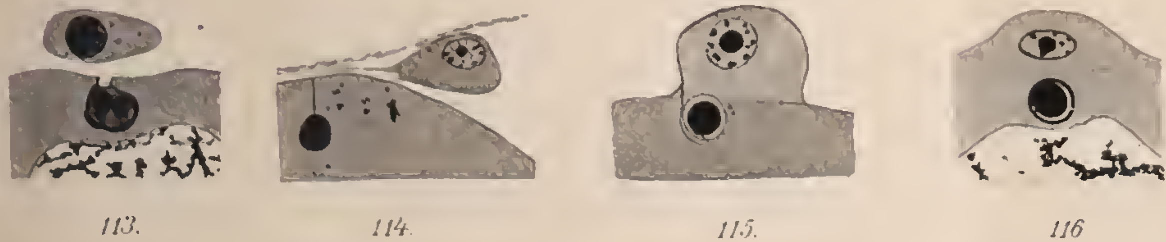
101. 102. 103. 104.



105. 106. 107. 108.



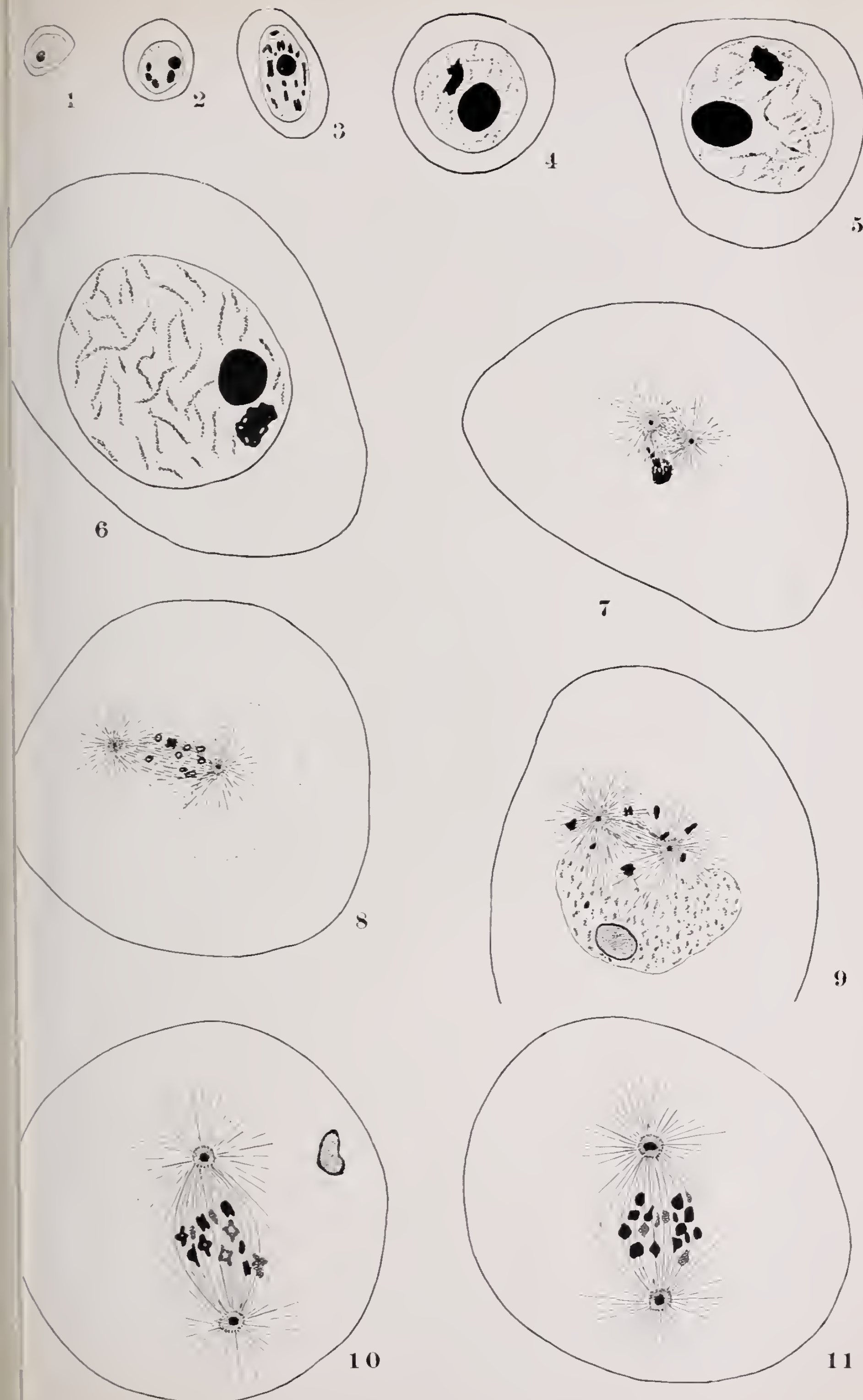
109. 110. 111. 112.



113. 114. 115. 116.

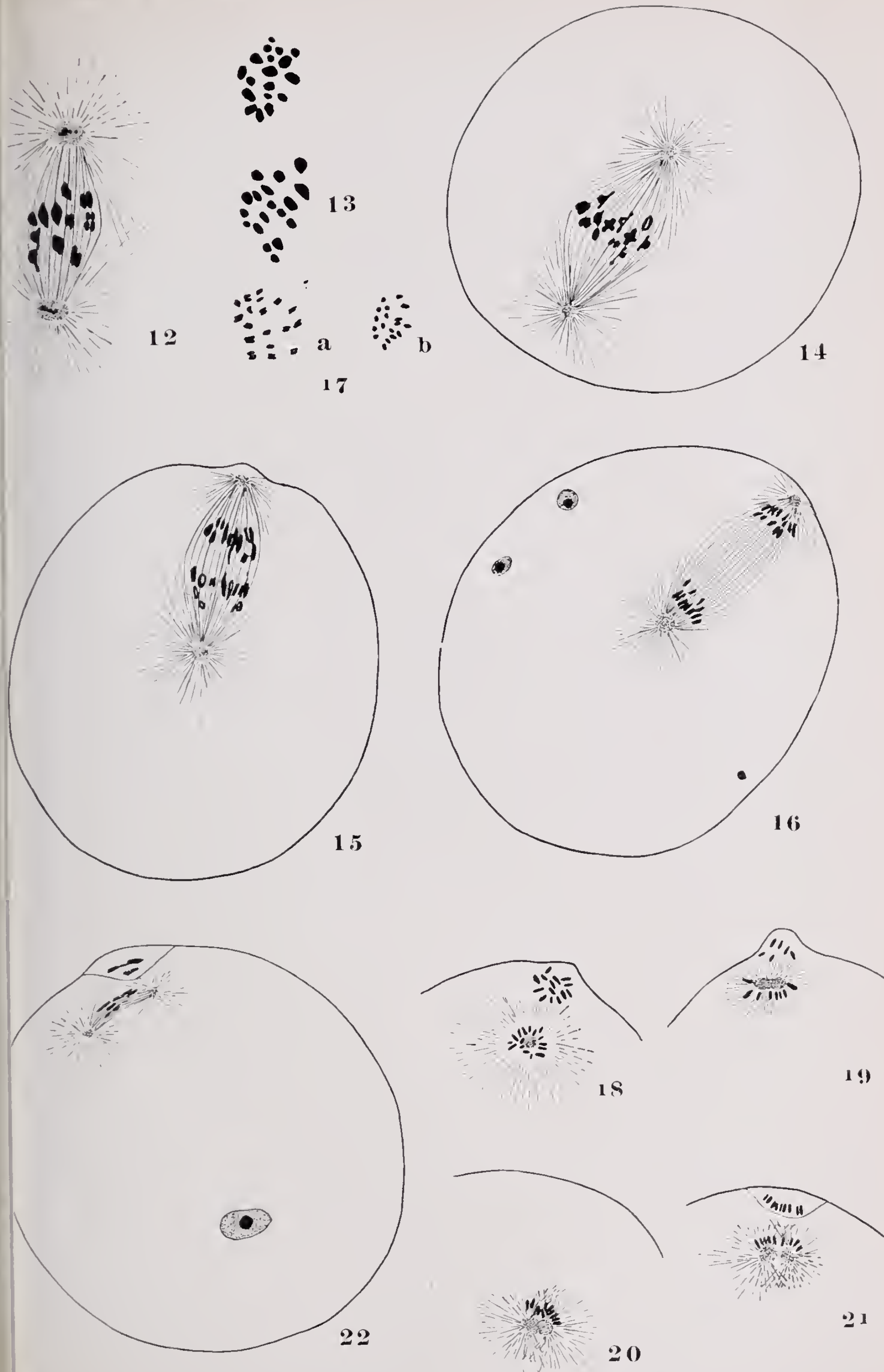


117. 118. 119.



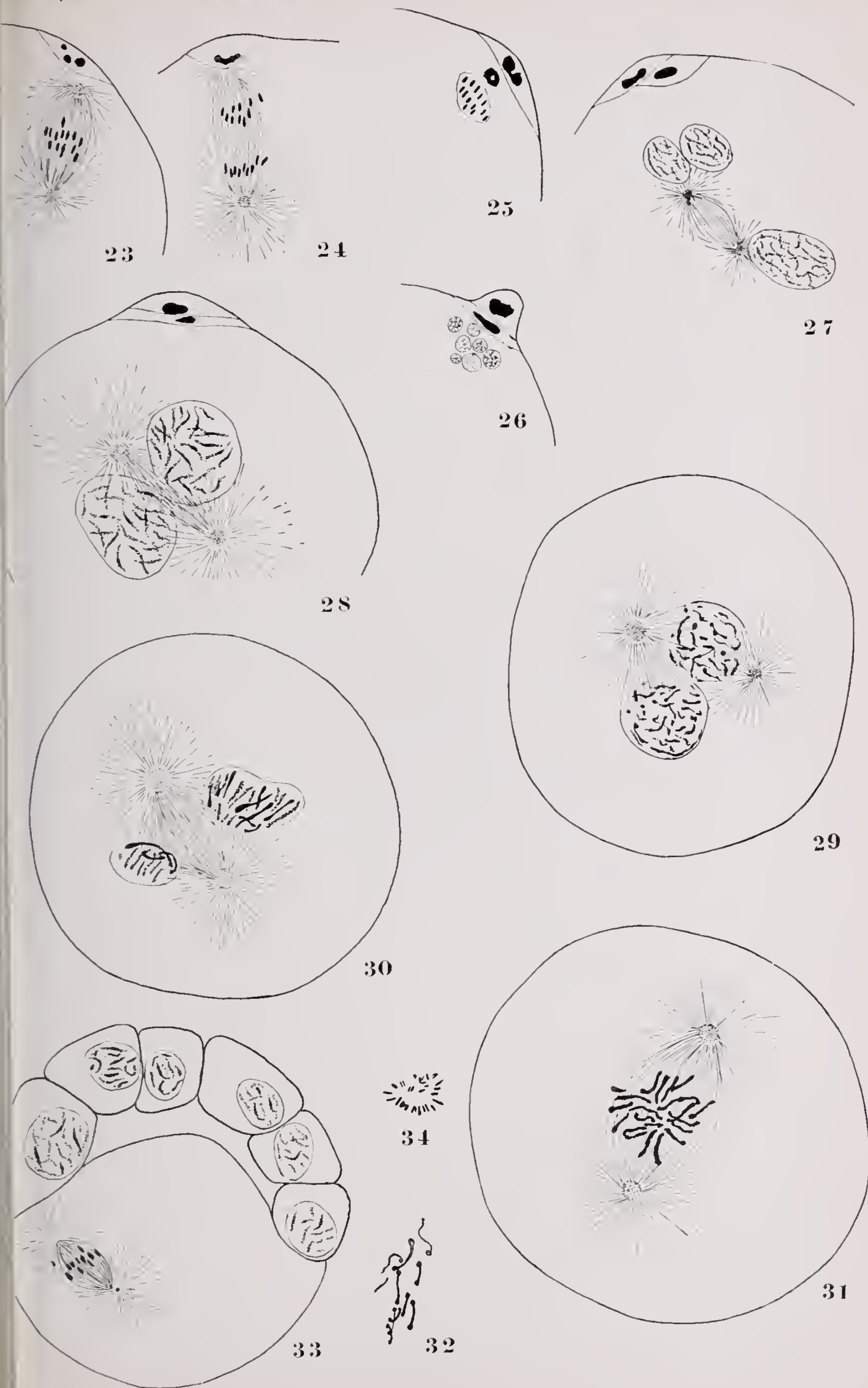
rdan

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

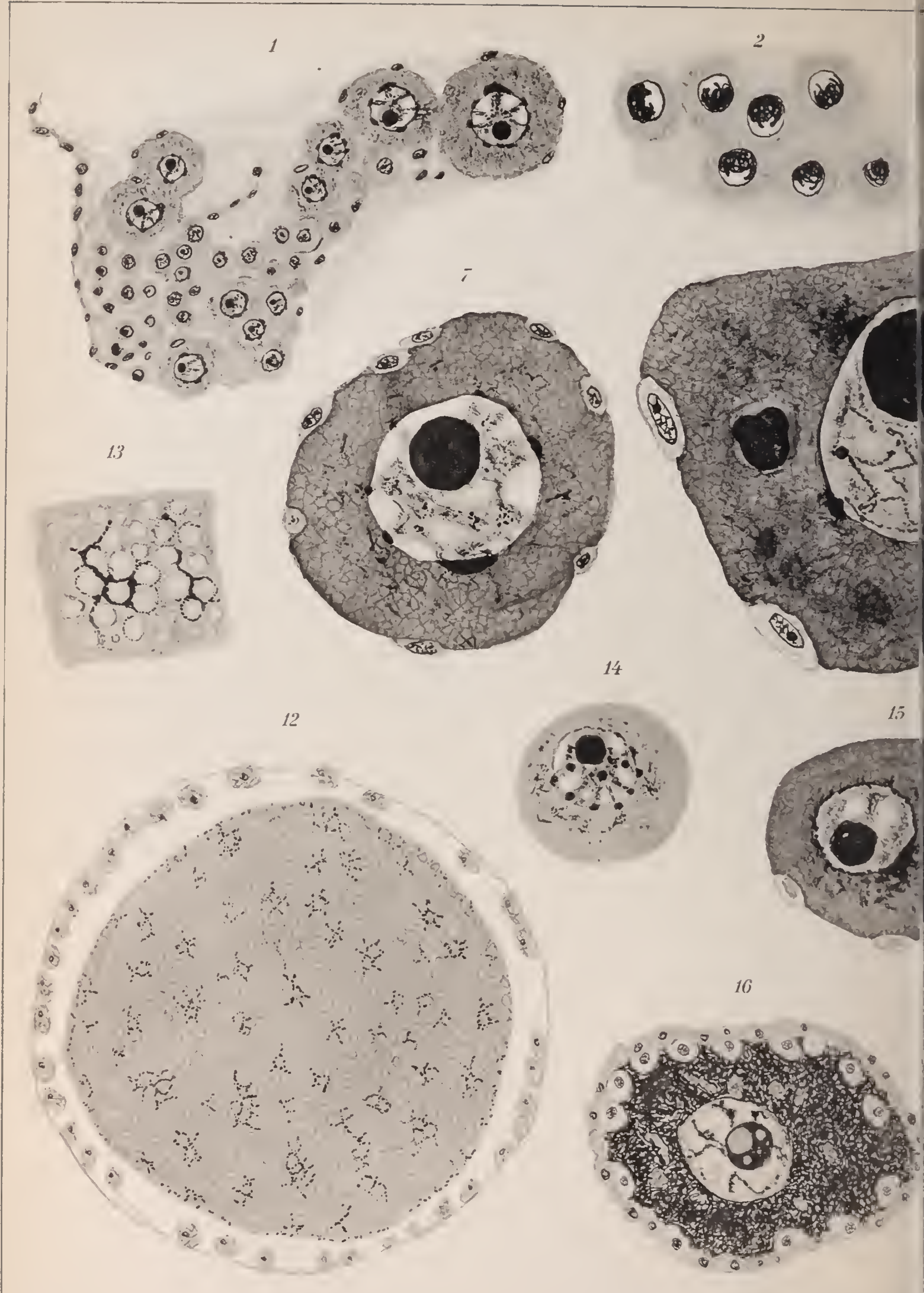


ordan

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

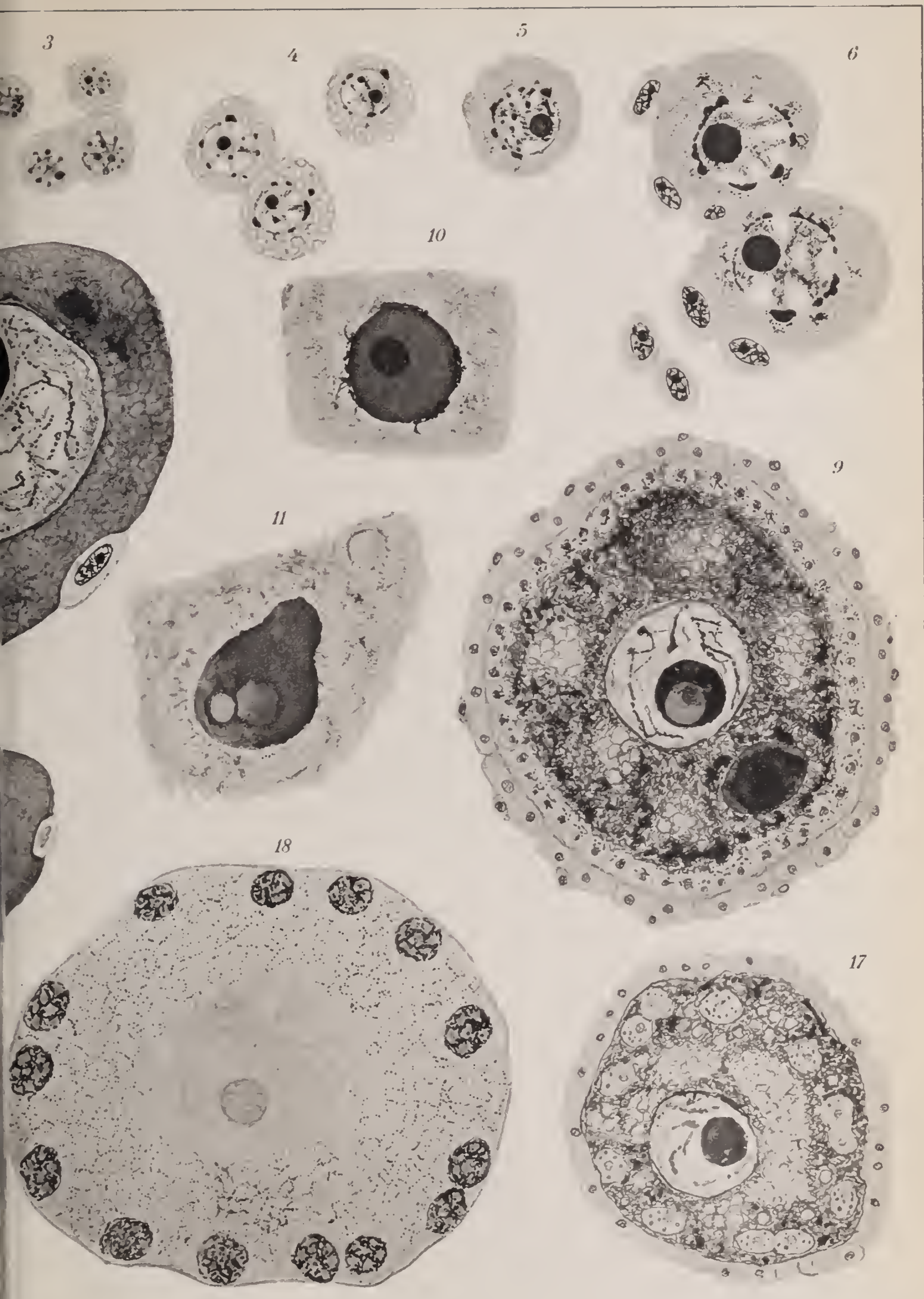


rdan
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig



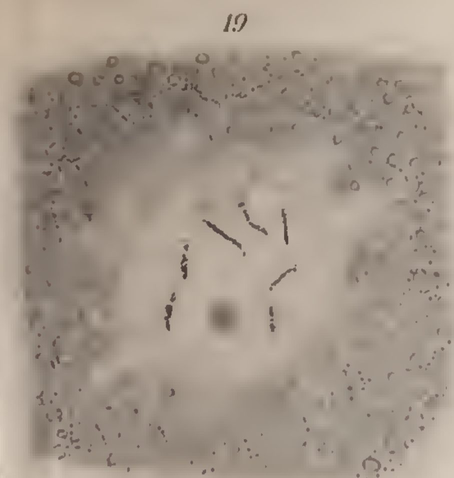
Schaxel gez.

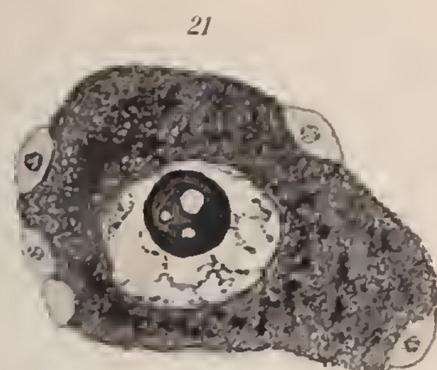
Verlag von Wilhelm

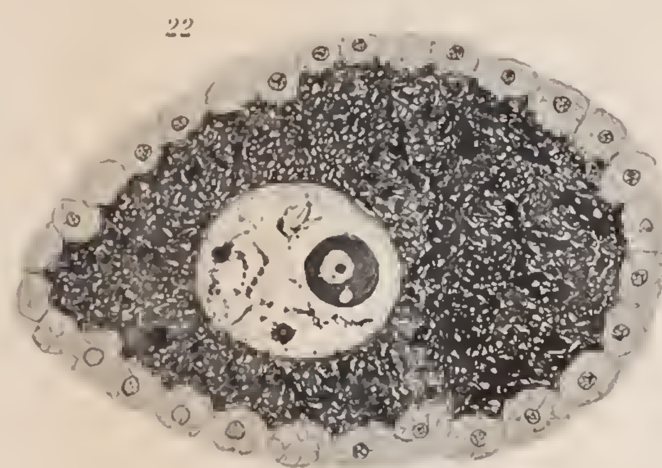


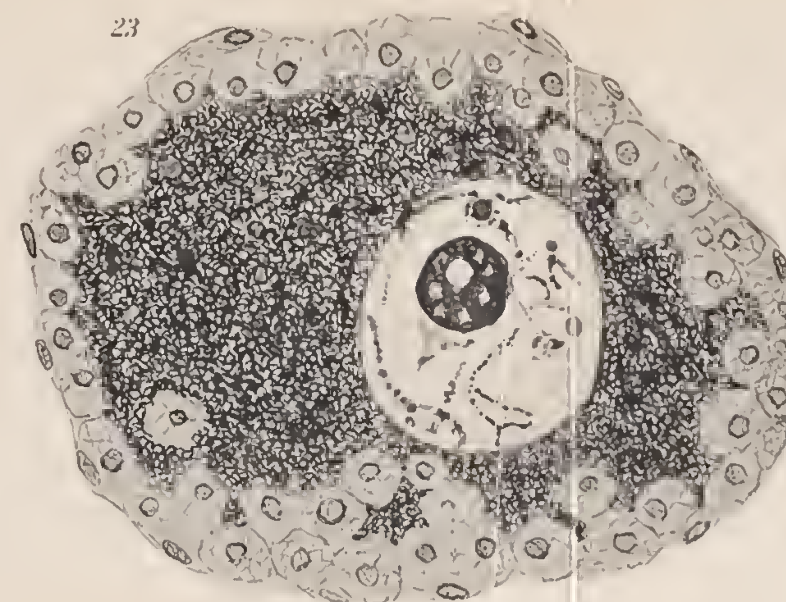
…nann in Leipzig

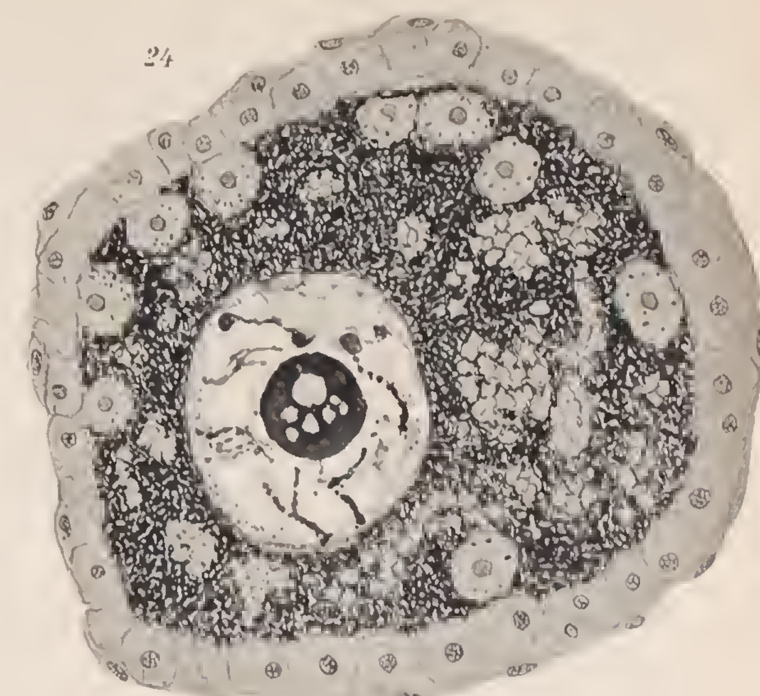
Werner & Winter, Frankfurt a/M.





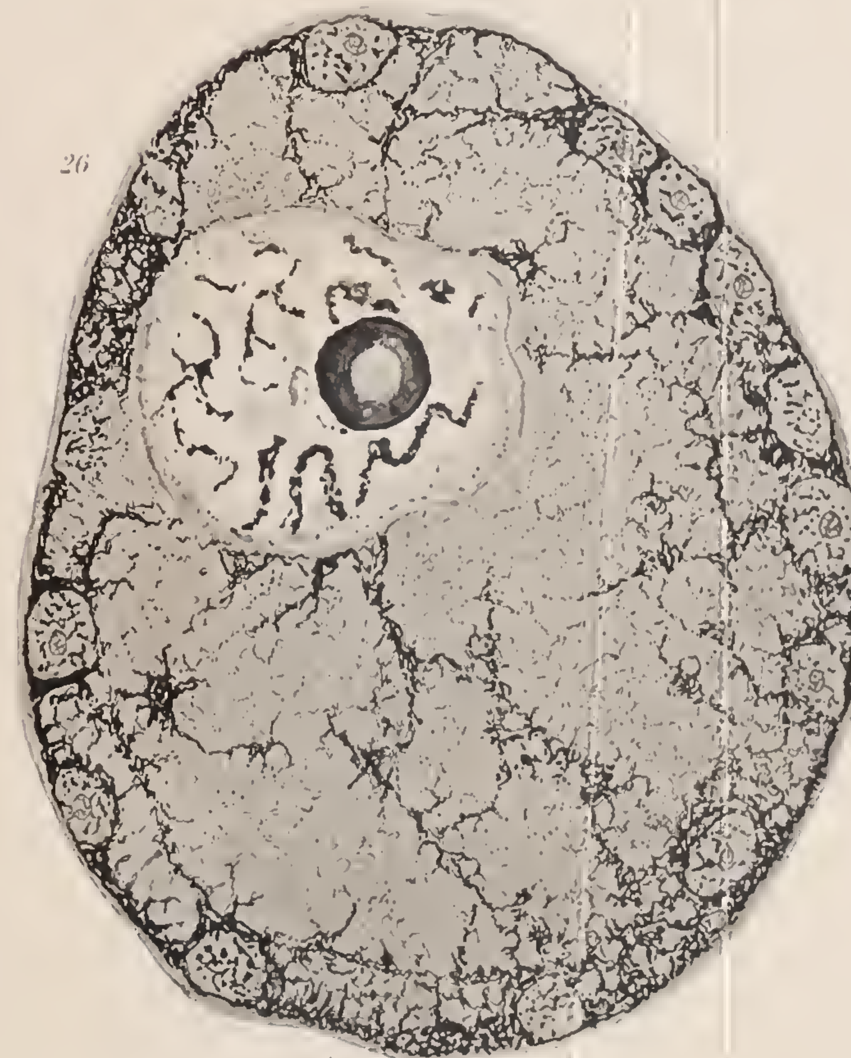


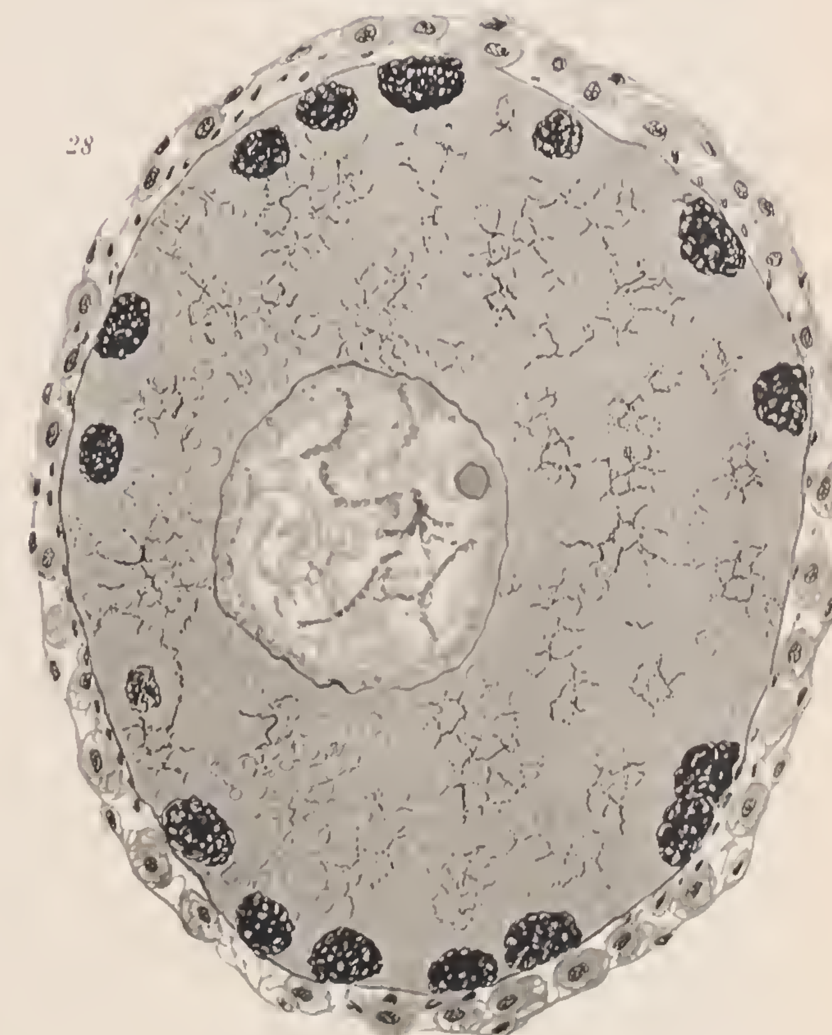






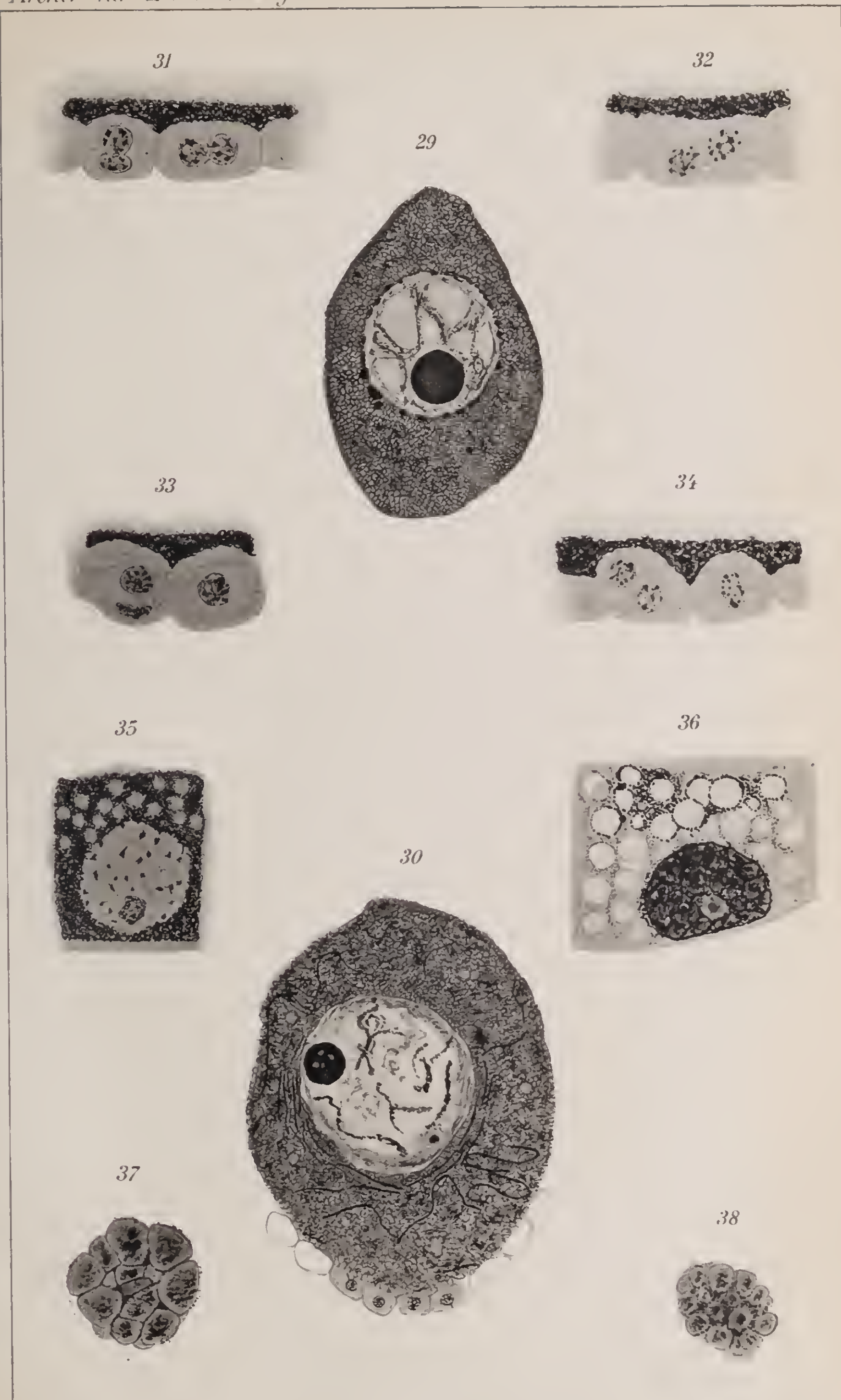




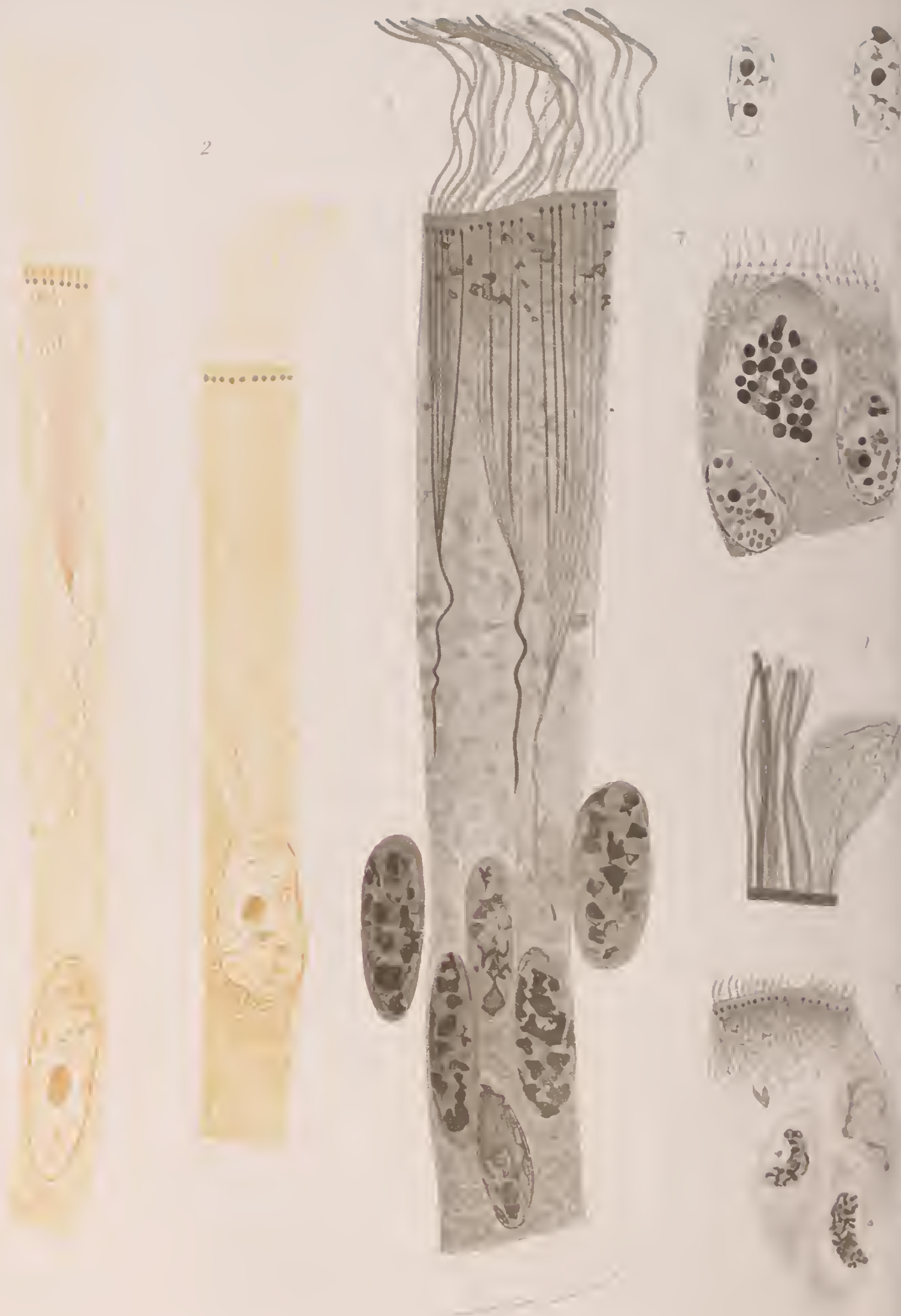


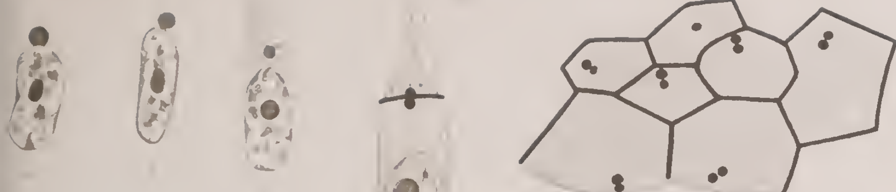


Schaxel gez. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig



Schaxel gez. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig Werner & Winter Frankfurt a. M.

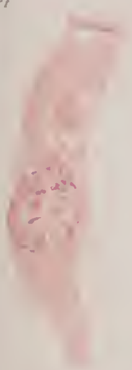

2
7

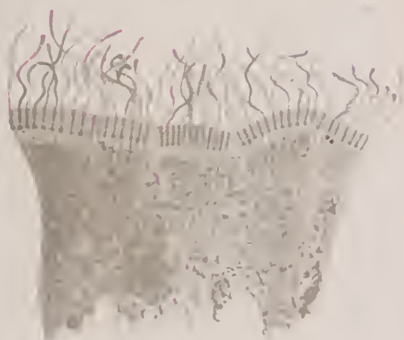




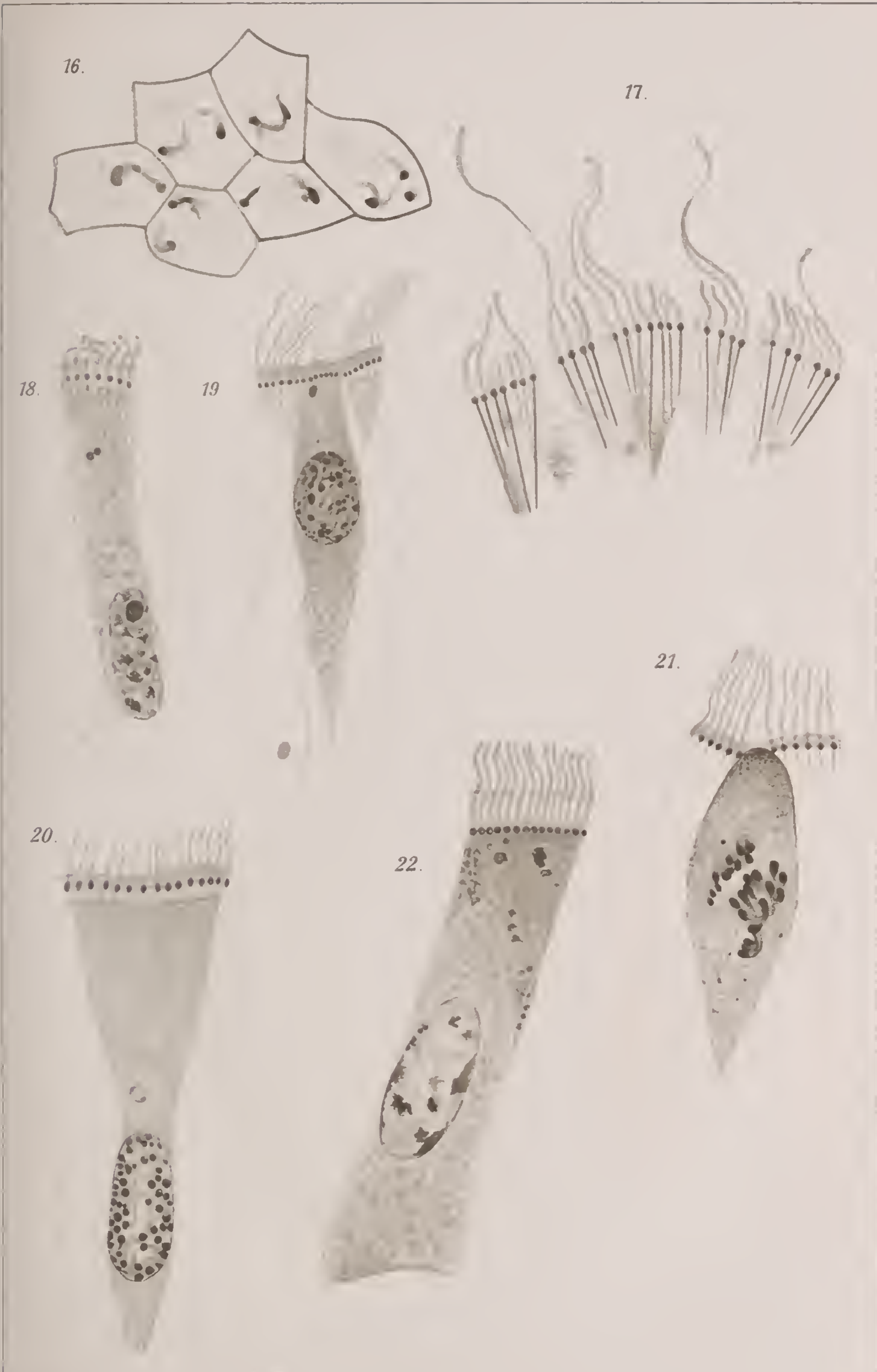





14







Figg 18-21 Skell del.-Figg. 16, 17, 22 Erhard del. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig. Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

Sur les changements morphologiques de la structure nucléaire dans les cellules glandulaires.

Contribution à l'étude du noyau cellulaire.

Par

Stanisław Maziarski,
(Cracovie).

Avec planches XXIV—XXVII.

Table des matières.

Pages

Introduction 444
I. Matériel et méthodes 447
II. Description des images observées 448
Noyaux de structure granuleuse 449
Noyaux de structure réticulaire 456
Noyaux de structure vacuolaire 459
III. Réalité des images et leur signification 471
IV. Recherches sur la fonction du noyau 481
V. Structure générale du noyau; interprétation des images observées . 490
VI. L'ergastoplasme, les cytochromosomes, — leur fonction 523
VII. Résumé sur le mécanisme de sécrétion et d'excrétion nucléaire . . 538
VIII. Nucléoles, leur structure et fonction 545
IX. Conclusions générales sur la structure et la constitution du noyau . 555
Polymorphisme du noyau 555
Constitution de la chromatine nucléaire 559
Constitution et le rôle de la linine 562
L'identité du caryoplasme et du cytoplasme, le noyau — territoire du protoplasme cellulaire 568
Résumé 576
Index bibliographique 578
Explication des figures des planches XXIV—XXVII 586

Introduction.

Le noyau cellulaire reste toujours jusqu'à un certain point un organe énigmatique; c'est pourquoi il est l'objet de nombreuses et continuelles recherches, qui ont pour but de faire connaître non seulement sa structure morphologique pendant l'état de repos, — par opposition à l'état de division —, mais encore les processus qui y ont lieu pendant les divers états fonctionnels de la cellule.

Quoiqu'il nous semble que la morphologie de cette partie constitutive de la cellule est bien connue, que nos connaissances sur les propriétés morphologiques et chimiques de la substance chromatique et achromatique dans le noyau sont déjà achevées, que les diverses observations sur le fonctionnement du noyau permettent de tirer des conclusions certaines sur le rôle qu'il joue dans les processus vitaux de la cellule entière, il est nécessaire d'avouer, que toutes ces recherches ne suffisent pas encore pour élucider les nombreuses questions importantes qui se posent sur sa structure, sur la constitution chimique des substances qui le composent et sur son fonctionnement dans les diverses périodes de la vie cellulaire. Avant tout, les recherches faites sur les fonctions qu'il accomplit dans la cellule, sur les changements qu'il subit pendant les divers états fonctionnels sont encore peu nombreuses et n'ont pas donné de résultats satisfaisants.

Le protoplasme et le noyau sont si étroitement liés l'un à l'autre dans le corps cellulaire, — quoique très souvent cette relation ne semble pas être nettement intime et visible, — qu'on ne peut admettre que les processus qui ont lieu dans le cytoplasme n'ont aucune influence sur le noyau et vice-versa; seulement le volume peu considérable de la masse nucléaire comparé à celui du protoplasme, le peu de netteté des changements structuraux que présente l'élément nucléaire pendant ses divers états fonctionnels, moins évidents que ceux du cytoplasme, le défaut de méthodes convenables d'investigation susceptibles de donner des images nettes, et surtout le défaut d'objets favorables pour des observations si minutieuses, — tout cela est cause que les recherches faites sur ces questions ne sont pas très souvent suivies des résultats attendus.

C'est pourquoi nos connaissances sont assez approfondies sur la structure et la fonction du noyau pendant la division nucléaire ou caryocinèse; cela est dû à ce fait que les processus qui se passent dans le noyau pendant cette période sont bien visibles et accessibles à nos moyens d'investigation histologique. Mais les autres fonctions

nucléaires pendant cet état qu'on désigne sans raison avec le nom »d'état de repos« et les changements qui les accompagnent, restent toujours l'objet de recherches soigneuses et très difficiles, car ces états fonctionnels du noyau ne se manifestent pas d'ordinaire d'une façon évidente.

Il faut pourtant supposer que ces deux parties constitutives de tout élément vivant prennent part à tous les actes de la vie cellulaire, que chaque fonction cellulaire est le résultat des fonctions réciproques de ces deux parties, que leurs fonctions s'accomplissent synergiquement. De telles recherches sur la vie et les fonctions communes de ces éléments cellulaires et surtout sur la fonction du noyau ne sont pas très nombreuses.

C'est pourquoi il nous semble que tout travail qui s'occupe du noyau dans ses divers états fonctionnels, surtout quand il est exécuté sur un objet favorable, peut donner quelques conclusions nouvelles et contribuer à la connaissance des processus encore si obscurs de la fonction nucléaire.

Pendant nos recherches sur les relations du noyau avec le protoplasme dans les cellules des tubes hépato-pancréatiques des Isopodes parasites, nous avons examiné aussi une grande quantité de préparations qui provenaient d'Isopodes marins à vie libre et nous avons été surpris par les images très diverses présentées par les noyaux des cellules tapissant les tubes hépato-pancréatiques de ces animaux. Malheureusement des empêchements divers ainsi que de nombreuses occupations professionelles ne nous ont pas permis de traiter plus tôt la question de ces changements de structure; c'est seulement après un travail de quelques années, et après un examen soigneux et long de nombreux objets, que nous voulons présenter les résultats de nos recherches.

En examinant les tubes hépato-pancréatiques (cœcums entériques Guieysse) des Isopodes marins (spec. *Idothea, Woshea, Sphaeroma*) sous un faible grossissement (voir la fig. 1, de la planche XXIV), nous observons très souvent des images nucléaires très différentes dans les cellules épithéliales qui tapissent ces organes. Ces différences d'aspect se rapportent non seulement à la chromaticité des noyaux examinés, mais encore à leur structure. Les uns ont une structure nettement granuleuse: le corps nucléaire est rempli de grains de taille variable tantôt ils sont très petits, tantôt ils ont un volume

considérable. Les grains semblent former le seul constituant du noyau; on ne voit entre eux aucune substance cimentante ou fondamentale. Le nombre de ces grains change aussi d'un noyau à l'autre: tantôt le noyau en est complètement bourré, tantôt il n'en contient qu'une quantité restreinte. Les noyaux de même structure granuleuse diffèrent encore plus l'un de l'autre à cause de la colorabilité variable des grains. Ceux-ci prennent en général une coloration basique, mais tandis que, dans certains noyaux, cette coloration est très forte, dans les autres elle est beaucoup plus faible ou même de basique devient acide.

Les autres éléments nucléaires montrent une structure tout à fait différente. Le nombre des grains est beaucoup plus restreint et parmi eux on peut voir une autre substance colorée soit de la même façon que les grains, soit d'une autre; elle forme une sorte de réticulum à mailles très irrégulières, dont les filaments portent et unissent les grains plus fortement colorés. Dans de tels noyaux, la forme sphérique des grains se transforme souvent en bâtonnets ou filaments plus ou moins longs et plus ou moins épais. Très souvent les plus petits grains s'unissent en des corps plus gros, de forme irrégulière ou en de volumineuses sphérules constituées d'une substance fortement colorée.

On rencontre encore des noyaux dont la structure semble dépendre des modifications qui ont lieu dans la masse des grains eux-mêmes; leur substance, dans l'intérieur, se dissout de telle sorte que les grains se présentent sous la forme de petites vacuoles claires, délimitées à l'extérieur par une mince paroi colorée plus fortement. De tels grains vacuolisés s'unissent souvent en rangées et forment de petits tubes vides et clairs dans l'intérieur et plus fortement colorés à l'extérieur.

L'examen attentif de nombreuses préparations découvre encore d'autres images de la structure nucléaire. Parmi ces dernières nous observons une structure bien différente de celles décrites plus haut. Le corps nucléaire est formé d'une masse nettement spongieuse qui se compose de petites vacuoles ou alvéoles de forme souvent régulière; chaque vacuole est fermée à l'extérieur par une membrane mince ou un peu plus grossière. L'intérieur des alvéoles est tantôt tout à fait vide, tantôt rempli d'une substance légèrement granuleuse ou enfin de grains de volume variable. Les parois mêmes ainsi que le contenu des vacuoles se colorent de façon diverse, non seulement dans les divers noyaux, mais très souvent aussi dans les parties voisines du même noyau.

L'examen de nos préparations nous a permis d'observer encore une grande quantité d'images bien différentes, sur lesquelles nous reviendrons dans l'exposé spécial de nos recherches.

Toutes ces différentes images des noyaux fixés avec des liquides divers ne paraissent pas dépendre de la fixation ou de la coloration; elles nous ont conduit à un examen attentif et soigneux des tubes hépato-pancréatiques des Isopodes, afin de nous rendre compte de la signification de toutes ces images nucléaires si variables.

I. Matériel et méthodes.

Avant de commencer la description minutieuse des modifications de la structure nucléaire observées dans les noyaux des cellules qui tapissent les tubes entériques des Isopodes, nous croyons nécessaire de présenter en quelques mots la téchnique de fixation et de coloration dont nous nous sommes servis pendant nos recherches.

Le matériel a été recueilli en partie par nous-même pendant notre séjour au laboratoire russe de zoologie à Villefranche s/Mer en 1901, et en partie nous a été envoyé par la station zoologique de Trieste pendant les années 1903 et 1904.

Parmi les Crustacés Isopodes ont été examinées les espèces *Idothea*, *Woshea*, *Sphaeroma*, dont les organes digestifs se trouvaient en divers états fonctionnels. Il faut mentionner que les organes entériques de l'espèce *Sphaeroma* est un objet plus favorable que ceux des deux autres espèces à cause du volume encore plus considérable de leurs éléments cellulaires.

Les animaux vivants étaient épinglés sur une planchette de liège, les parties dorsales des anneaux chitineux étaient découpées avec les ciseaux et mises de côté; puis l'intestin moyen avec les cœcums entériques étaient fixés en place avec les divers liquides fixateurs. Nous avons fait l'usage des liquides suivants qui nous ont donné les meilleurs résultats quant à la fixation des éléments cellulaires: sublimé seul ou mélangé avec l'acide acétique à 5%; le liquide de Mann (acide picrique + sublimé + formol), liquide de Bouin (formol + acide picrique + acide acétique), liquide de Carnoy, de Flemming et de Hermann. Parmi tous ces liquides ceux de Flemming et de Hermann se sont montrés les moins bons; la fixation des noyaux était en général assez uniforme et la coloration des objets présentait quelques difficultés. Mais il faut dire, que les

pièces fixées dans ces derniers liquides montraient les mêmes images de structure nucléaire que celles fixées autrement. Après une courte fixation en place, l'intestin et les tubes hépato-pancréatiques étaient soulevés légèrement; après section des parties orale et caudale de l'intestin, ils étaient placés dans les liquides fixateurs, où ils restaient de 1 à 2 heures et jusqu'à 24 heures. La fixation finie, les pièces étaient lavées à l'eau, durcies dans l'alcool de concentration progressive, puis incluses par l'intermédiaire du toluol ou du benzol dans la paraffine.

Les coupes d'épaisseur de 4 à 6 μ étaient collées sur lames avec de l'eau distillée, et colorées ensuite avec des colorants qui permettaient surtout différencier nettement les substances nucléaire et cytoplasmique. Nous nous sommes servi en général des diverses solutions d'hématoxyline (hématoxyline alunée de Böhmer, hämalaun, hémateïne, hématoxyline acide d'Ehrlich) avec une coloration secondaire par l'éosine ou l'erythrosine; nous avons utilisée également l'hématoxyline à l'alun de fer de M. Heidenhain avec une double coloration par le Vert-lumière, la Rubin S ou le Bordeaux; le mélange de Bleu-d'eau et d'éosine; la safranine seule ou avec le Vert-lumière, le triacide d'Ehrlich-Biondi et d'autres. Nous avons ainsi examiné des préparations provenant de plus de 200 animaux dont les cœcums entériques montraient tous les états fonctionnels. —

II. Description des images observées.

Avant d'interpréter les images observées et les modifications de structure que présentent les noyaux des éléments examinés, il nous semble nécessaire de donner en premier lieu une description exacte et étendue des images nucléaires.

Les cellules des canaux entériques sont des éléments de volume très considérable, ayant la forme d'un cône ou d'un cylindre; elles sont assises par une base large sur une mince membrane limitante, recouverte à l'extérieur d'une mince couche divisée en petits tronçons de muscles régulièrement striés. Les limites intercellulaires ne sont pas toujours bien visibles, surtout sur les préparations colorées par les méthodes ordinaires. La surface libre des cellules est recouverte par une bordure en brosse qui présente toutes les propriétés de ces sortes de formations.

Le protoplasme de ces éléments montre une structure filamenteuse-granuleuse dans la partie basale, tandis que la partie interne,

dirigée vers le canal sécréteur, contient ordinairement une grande quantité de vacuoles de volume variable, qui représentent sans doute des vacuoles sécrétoires: le produit sécrété ne se laisse pas facilement fixer, c'est pourquoi elles se montrent claires et vides sur les préparations.

Chaque cellule possède un ou même plusieurs noyaux de très grande taille, de forme le plus souvent sphérique ou ovalaire, quelquefois irrégulière.

Nous avons traité plus complètement dans notre précédent travail la structure histologique des tubes entériques, la forme des éléments qui les composent, la taille des cellules et de leurs noyaux; aussi, pour tous ces détails, nous renvoyons le lecteur à ce mémoire (105. pag. 353—355).

La structure des noyaux des cellules en question est le plus souvent nettement granuleuse; à ce point de vue, ils ressemblent aux noyaux des Isopodes parasites des poissons. Ceux-ci ne diffèrent des noyaux dont nous nous occupons que par le nombre plus grand des nucléoles; ici les noyaux ne possèdent presque toujours qu'un seul nucléole.

Noyaux de structure granuleuse.

La plupart des noyaux examinés présentent une structure granuleuse qui ne dépend en aucun cas de la fixation, car tous les liquides fixateurs dont nous nous sommes servis, donnent toujours les mêmes images. Les noyaux ne montrent le plus souvent dans leur intérieur rien autre qu'un très grand nombre des grains qui se teignent ordinairement par les colorants basiques. La taille des grains est très différente: les uns sont très petits, ils ressemblent à une fine poussière fortement colorée qui remplit le noyau tout entier (voir la fig. 2, planche XXIV); d'autres ont une taille un peu plus considérable (voir les figg. 3, 4, 5, planche XXIV). Les noyaux qui montrent une telle structure pourraient très bien se nommer noyaux »à petits granules«. Les dimensions des grains qui se rencontrent dans le même noyau, ne sont pas toujours les mêmes; les uns sont plus petits, les autres beaucoup plus grands et se trouvent disséminés entre les petits d'une façon tout à fait irrégulière (voir les figg. 2, 6).

Auprès de ces noyaux »à petits granules« nous rencontrons très souvent dans les cellules voisines d'autres noyaux de structure semblable, mais qui ne diffèrent des premiers que par la taille des grains qui les composent. Ce sont les noyaux »à gros grains« (voir la fig. 7, planche XXIV). Dans le noyau représenté par cette

figure nous voyons des grains de taille véritablement considérable, en comparaison avec celle des noyaux précités. L'augmentation de volume des grains est liée — cette opinion nous semble justifiée par l'examen de nombreuses préparations, — avec la diminution de leur nombre dans la cavité nucléaire. On a alors l'impression que les grains volumineux proviennent de la réunion d'un grand nombre de grains plus petits. Il faut mentionner encore que les noyaux qui possèdent des grains de grande taille se distinguent en général par une coloration beaucoup plus forte.

Quant à la forme des grains, ils sont d'ordinaire sphériques ou ovalaires, quoiqu'on peut en rencontrer qui sont triangulaires, trapezoïdes, en virgule etc., en un mot tout à fait irréguliers, surtout quand leur volume augmente. La répartition des grains dans la cavité nucléaire change aussi d'un noyau à l'autre; tantôt ils remplissent presque complètement l'intérieur du noyau d'une façon assez régulière, tantôt ils s'amassent en de petits ilots granuleux séparés les uns des autres par des espaces libres, ou enfin ils s'unissent en rangées et forment des sortes de bâtonnets, de chapelets ou de corps stellaires (voir les figg. 3, 4, 5, planche XXIV). La répartition dépend surtout de la quantité de grains renfermés dans le noyau.

Très souvent les grains peuvent augmenter leur volume jusqu'à un dégré tel qu'ils ne présentent plus la forme de grains, mais celle de petites boules arrondies ou ovalaires, quelquefois irrégulières, ou même de blocs ou de corps allongés de configuration variable. Ces boules ou blocs se colorent plus ou moins uniformément et sont répartis irrégulièrement dans l'intérieur du noyau.

Comme exemples d'images nucléaires jusqu'à un certain dégré bizarres, nous voulons mentionner celles que nous avons rencontrées plusieurs fois et qui diffèrent extrêmement de celles que nous avons décrites plus haut. Le noyau (voir la fig. 15, planche XXIV) montre un aspect de sa partie chromatique réellement très curieux: la chromatine y est répartie sous la forme de petits grains qui se trouvent presque tous à la périphérie, près de la membrane, d'autres plus volumineux occupent le centre du noyau; parmi ces derniers nous voyons des corps plus grands, sphériques, ovalaires, allongés, ou en forme de larmes et enfin des boules très volumineuses unies ensemble par de minces filaments ou des ponts plus larges. Ces corps prennent ainsi la configuration d'un haltère. Les grains et boules montrent une coloration basique, le pont qui réunit ces dernières est plutôt coloré par les teintures acides. L'intérieur du noyau

est d'ailleurs rempli par une masse finement granuleuse, colorée par les couleurs acides. Nous avons rencontré le noyau possédant la structure décrite dans une cellule qui ne montrait aucune trace de dégénération.

Le noyau représenté dans la figure 16 de la planche XXV montre une structure encore plus bizarre. Il provient d'une préparation fixée avec le liquide de FLEMMING et colorée par la safranine. On y voit aussi de petits grains chromatiques à la périphérie du noyau, contre la membrane, tandis que le centre est occupé par un corps volumineux de forme cylindrique et d'épaisseur assez grande, sur lequel on aperçoit encore des proéminences globuleuses. Ce corps chromatique est recourbé en fer à cheval et entoure étroitement le nucléole avec lequel il semble former un corps unique. La coloration différente du nucléole démontre que ce sont deux corps accolés l'un à l'autre. Deux masses plus grandes separées de la première se trouvent encore dans la cavité nucléaire. Auprès de ces corps chromatiques nous voyons dans le noyau une substance grossièrement granuleuse de coloration très faible, grisâtre. — Plusieurs noyaux sur les préparations provenant du même animal montrent de semblables images.

La comparaison des images nucléaires présentées dans les figures 1 à 7 (planche XXIV) prouve que le nombre des grains peut offrir de grandes différences. De la quantité différente de grains dépendent, jusqu'à un certain dégré, les images nucléaires que nous observons sur les préparations examinées. Chaque préparation — la fixation ne joue ici aucun rôle, — montre des noyaux granuleux d'aspect variable: les uns sont sombres, fortement colorés et contiennent une grande quantité de grains; les autres plus clairs ont un nombre des grains beaucoup plus restreint. Les noyaux granuleux présentent encore des variations évidentes à cause de la coloration différente des grains qu'ils renferment. Les grains de la plupart des noyaux montrent, comme nous l'avons déjà mentionné plus haut, une coloration basique. Tous les colorants dits nucléaires donnent aux grains en question une coloration caractéristique de la substance qui se trouve dans chaque noyau, c'est à dire, la chromatine. Et parce que les grains se colorent de façon élective avec les colorants basiques, il faut admettre qu'ils représentent dans les noyaux granuleux la substance nucléaire propre, la substance chromatique et spécialement cette sorte de chromatine que M. HEIDENHAIN désigne avec le nom de basichromatine. L'examen attentif de diverses pré-

parations persuade que tous les grains de ces noyaux ne montrent pas le même dégré de coloration. Les uns prennent très fortement les colorants basiques, les autres présentent une coloration beaucoup plus faible et parce que les grains colorés plus ou moins fortement se rencontrent dans le même noyau, ils donnent très souvent un aspect tacheté à certains éléments nucléaires.

Mais auprès des grains basichromatiques, colorés électivement, qui se trouvent dans les noyaux en quantité prédominante, nous en apercevons très souvent d'autres qui prennent une coloration nettement acide p. e. rouge avec l'éosine ou l'érythrosine. De la quantité proportionnelle de ces deux espèces de grains — basophiles et acidophiles, dépend la coloration du noyau entier; les uns apparaissent comme des corps granuleux colorés en violet-foncé, les autres en violet-rouge, les derniers enfin montrent une coloration complètement rouge à cause de la prédominance des grains acidophiles.

Un bon colorant qui donne une différenciation nette entre ces deux espèces de grains nucléaires est le mélange des solutions aqueuses de Bleu-d'eau et d'éosine dans une proportion qu'il faut déterminer spécialement pour chaque objet. Les préparations colorées avec ce mélange montrent une métachromasie évidente des noyaux et les divers dégrés de coloration des grains par l'un ou l'autre de ces colorants. Dans certains noyaux, les grains chromatiques sont colorés en violet ou en bleu-foncé; dans les autres ils montrent une coloration violette ou bleue, mais plus faible. Dans beaucoup de noyaux nous rencontrons des grains colorés tantôt en bleu, tantôt en rouge, ou enfin tous les grains prennent seulement le colorant acide (voir les figg. 8, 9, 10 sur la planche XXIV). Cette propriété des grains chromatiques de prendre les colorants basiques ou acides provoque des changements bien évidents de la chromaticité nucléaire.

Il faut encore mentionner, que les grains chromatiques du même noyau se comportent de façon variable vis-à-vis les colorants basiques. Tandis que les uns se colorent fortement, les autres montrent une coloration beaucoup plus faible. L'explication de cette particularité ne peut pas être cherchée dans les phénomènes de coloration, car tous les noyaux et leurs grains se trouvent dans les mêmes conditions vis-à-vis des réactifs colorants; il faut donc chercher l'interprétation de ce fait dans le noyau même, dans sa substance chromatique, dont le caractère chimique change d'une façon telle, qu'elle perd son affinité caractéristique pour les colorants basiques.

D'après MAYER (103) la coloration élective de la chromatine nucléaire par les colorants basiques est un processus chimique et dépend de la présence dans la chromatine d'acide nucléique; il faut donc supposer que les modifications de la colorabilité des grains sont l'expression de la variation de constitution chimique d'acide nucléique. Peut-être la quantité de ce corps se modifie-t-elle dans les grains chromatiques: il en résulte que l'affinité pour les colorants basiques s'affaiblit ou même, quand l'acide nucléique fait complètement défaut, la chromatine ne prend plus que les colorants acides.

Comparant les diverses images des noyaux qui présentent la structure granuleuse, nous arrivons à l'opinion que les grains chromatiques ne sont pas des éléments stables, mais qu'ils subissent des changements continuels de leur forme, de leur taille, de leur structure et de leur colorabilité. Les différences de forme et de volume sont assez nettes dans les divers noyaux qui proviennent des mêmes préparations. La forme des grains semble être liée avec leur taille, les petits sont plutôt sphériques, les grands plutôt irréguliers. Ces observations et la comparaison de diverses formes des grains font admettre que le volume des grains dépend de leur accroissement.

Les images décrites permettent aussi d'exprimer la supposition que la substance chromatique possède probablement une très grande plasticité, que sa consistance varie peut-être dans les divers états fonctionnels du noyau, jusqu'à ce dégré que, dans certains cas, la chromatine peut prendre la consistance de la substance colloïde: c'est seulement de cette façon qu'il est possible d'expliquer les changements si différents de forme et de répartition de la chromatine à l'intérieur du noyau.

Les noyaux granuleux, dans lesquels les grains chromatiques possèdent une taille assez considérable, changent d'aspect à cause des processus qui ont lieu dans l'intimité des grains eux-mêmes. Ils se manifestent par la vacuolisation des grains chromatiques qui ne se présentent plus sous une forme pleine, mais comme des vacuoles, claires à l'intérieur et entourées à l'extérieur par une sorte de membrane mince et délicate. Ce processus de vacuolisation cause des changements dans la coloration des grains; ils ne se colorent plus tout entiers, mais présentent seulement une surface en forme de coquille colorée plus fortement par les colorants basiques, tandis que leur intérieur est beaucoup plus clair ou même complètement in-

colore (voir la fig. 27 sur la planche XXV). Les vacuoles chromatiques sont plongées dans une substance fondamentale, complètement amorphe. Souvent, quand le nombre des grains est plus restreint, on peut voir de minces fibrilles qui les unissent les uns aux autres. Ces fibrilles semblent former une sorte de réticulum à peine marqué dont les points nodaux sont occupés par les grains chromatiques vacuolisés (voir la fig. 18 sur la planche XXV).

La vacuolisation plus avancée des grains donne au noyau un aspect tout à fait particulier. Quand la quantité de grains contenus dans la cavité nucléaire est extrêmement abondante, à un tel point que la substance fondamentale disparaît complètement, on ne voit rien d'autre que les vacuoles chromatiques et le noyau a l'air d'une masse spongieuse. Dans ce cas il est rempli d'une quantité de petites vacuoles avec un milieu clair et des parois colorées fortement par les colorants basiques (voir la fig. 29 sur la planche XXV).

Non seulement les grains séparés, mais aussi les grains réunis en amas de forme variable peuvent présenter le phénomène de vacuolisation. Nous avons déjà mentionné plus haut que les grains s'unissent ensemble en rangées et forment de courts bâtonnets, des filaments etc. Dans de tels noyaux ces grains unis en filaments peuvent subir la vacuolisation qui donne au noyau entier un aspect particulier. On y voit des vacuoles séparées ainsi que des tubes chromatiques vacuolisés plus ou moins longs, simples ou ramifiés, sur lesquels on distingue encore très facilement la constitution vacuolaire (voir la fig. 27 sur la planche XXV). Dans d'autres noyaux, ces tubes chromatiques vacuolisés peuvent s'unir et s'entrecroiser ensemble et former un réticulum à mailles irrégulières, dont les travées sont formées par la réunion des grains ou de petits tubes vacuolisés (voir la fig. 28 sur la planche XXV). Dans les noyaux en question, il faut supposer que les grains chromatiques isolés ou réunis par de minces fibrilles ont subi le processus de vacuolisation, ce qui naturellement cause des changements de structure nucléaire. Les grains ainsi que le réticulum vacuolisés sont plongés dans une substance fondamentale amorphe.

Les noyaux décrits plus haut montrent tous une structure évidemment granuleuse. Ils sont composés de grains de taille et de forme très diverses, depuis la fine poussière jusqu'aux volumineux amas, dont le nombre est variable, et qui possèdent tous le même caractère, c'est à dire qu'ils se colorent électivement par les colorants basiques. Il est donc nécessaire d'admettre, que ces grains nucléaires

sont constitués de la substance caractéristique du noyau, de chromatine. Les grains en question, quel que soit leur volume et leur configuration, sont tantôt compactes et colorés uniformément, tantôt montrent dans certaines conditions le phénomène de la vacuolisation qui détermine le changement de leur coloration.

Les grains chromatiques semblent former, sauf le nucléole, les seuls éléments figurés qu'on rencontre dans les noyaux granuleux; sur les préparations on ne peut déceler aucune autre substance fondamentale ou cimentante figurée, dans laquelle les grains seraient plongés. C'est seulement dans les noyaux où le nombre des grains est beaucoup plus restreint qu'on aperçoit une substance qui remplit les espaces laissés libres entre les grains chromatiques. Cette substance fondamentale ne montre ordinairement aucune structure et se présente comme une masse amorphe qui se comporte différemment envers les colorants: tantôt elle se colore très faiblement par des colorants plasmatiques, tantôt elle prend une faible coloration basique, tantôt enfin elle reste presque complètement incolore. Cette substance doit représenter probablement la masse fondamentale pour les grains chromatiques, elle correspond sans doute au suc nucléaire des auteurs.

Les noyaux granuleux dont nous avons fait une description minutieuse présentent encore quelques particularités de structure, sur lesquelles nous voulons insister quelques instants.

Ces nouveaux types de noyaux se caractérisent surtout par la présence à côté de la substance chromatique granuleuse d'une autre substance nucléaire morphologiquement bien définie. Les noyaux que nous venons de décrire se rencontrent assez souvent dans les cellules épithéliales des organes entériques. L'image qu'ils présentent se laisse caractériser de la façon suivante: le noyau tout entier est composé d'une substance granuleuse qui remplit complètement la cavité nucléaire; on voit partout des granules fins ou plus grossiers qui prennent toujours les colorants acides, ils se colorent p. e. en rouge par l'éosine. Dans cette masse granuleuse sont plongés des corps plus volumineux, sphériques ou ovalaires, quelquefois fusiformes ou allongés, colorés fortement par les colorants basiques p. e. en violet par l'hématoxyline, — c'est pourquoi ils se distinguent très bien du milieu coloré en rouge qui les entoure (voir les figg. 12, 13 sur la planche XXIV). Cette union de doubles éléments figurés, de grains plus grands, fortement colorés basophiles et de fins granules acidophiles qui entourent les premiers, donnent au noyau un aspect particulier

qui le caractérise bien des autres noyaux composés de grains d'une seule espèce.

Qu'est-ce que représente cette substance acidophile qui remplit complètement la cavité nucléaire et entoure si étroitement les grains sans doute chromatiques? Représente-t-elle la lanthanine ou l'oxychromatine d'Heidenhain ou l'oedématine de Reinke, qui, d'après ces auteurs, font partie constitutive du suc nucléaire et dans certaines conditions apparaissent avec plus d'évidence dans le noyau? Ce sont des questions sur lesquelles nous reviendrons plus tard, quand nous nous occuperons des déductions théoriques de notre travail.

Noyaux de structure réticulaire.

Les noyaux dont nous voulons maintenant étudier la structure diffèrent beaucoup des précédents. Dans ces éléments non seulement la répartition de la substance chromatique est nettement modifiée, mais il y apparaît d'une façon plus distincte une deuxième substance nucléaire qui jusqu'ici ne s'observait que difficilement. Ce sont des noyaux qui montrent une structure nettement réticulaire.

Chaque noyau granuleux peut facilement changer sa structure en structure réticulaire, comme nous l'avions déjà mentionné plus haut, par la diminution de nombre des grains et l'apparition parmi ces derniers de minces filaments qui les unissent. Les filaments parcourent la substance amorphe que nous avons considérée comme fondamentale pour les grains chromatiques, dans tous les sens et s'entrecroisent en formant un réticulum de configuration très variable; le noyau granuleux montre une structure réticulaire.

Les noyaux réticulaires présentent très souvent des modifications non seulement quant à la forme de réticulum, mais aussi quant à la coloration de ses parties constitutives. Les noyaux dont les images représentent les figures 17 à 26 sur la planche XXV montrent plusieurs modifications de leur structure réticulaire. Dans les uns, le réticulum est formé de fins et longs filaments qui s'entrecroisent, s'unissent et délimitent des mailles larges et plus allongées (voir la fig. 20). Les filaments colorés basiquement sont assez minces et montrent de place en place des épaississements en forme de grains, de blocs ou de corps fusiformes et allongés qui présentent une coloration basique beaucoup plus forte; ainsi dans les points nodaux se trouvent de nombreux grains ou masses irrégulières de substance basophile. Les mailles formées par l'entrecroisement et la réunion des filaments semblent être tout à fait vides et leur contenu sans structure ne montre d'affinité pour aucun colorant. Dans les autres noyaux les

mailles du réticulum sont plutôt rectangulaires et montrent des points nodaux occupés par des corps irréguliers ou allongés de substance fortement colorée (voir la fig. 19). Les autres éléments nucléaires de structure réticulaire montrent des mailles beaucoup plus étroites, beaucoup plus serrées; les filaments qui les forment sont courts et très minces, de telle sorte que les noyaux donnent à première vue l'impression des noyaux granuleux. De tels noyaux sont représentés dans les figures 18, 23, 24 et 26 sur la planche XXV. Nous y voyons des fibrilles très minces et très courtes qui s'unissent en des points nodaux et forment des mailles assez régulières et de forme le plus souvent polyëdrique. Au niveau des points nodaux se trouvent des grains chromatiques dont la coloration est beaucoup plus forte et ce fait rend moins nets les filaments du réticulum. La figure 24 sur la planche XXV surtout représente une telle image classique, faite d'après une préparation fixée avec le liquide de Flemming et colorée ensuite par la safranine.

Dans la plupart des noyaux réticulaires les filaments du réticulum montrent une coloration basique, la même que celle des grains ou des blocs chromatiques qui s'y trouvent répartis. On rencontre pourtant des noyaux dans lesquels la coloration du réticulum est nettement acide (voir les figg. 24, 25 et 26 sur la planche XXV). Si l'on compare ces deux sortes de réticulum colorées basiquement ou acidement, on peut constater assez facilement que l'épaisseur des filaments basophiles est d'ordinaire plus grande que celle des filaments acidophiles. Cela prouve que ceux-ci sont composés d'une substance propre qui se caractérise par des affinités envers les colorants acides et que le changement de leur coloration est causé par une autre substance basophile qui sous forme d'une mince couche recouvre les filaments acidophiles. L'épaisseur variable des filaments colorés acidement ou basiquement témoigne en faveur de cette supposition. Et puisque dans le noyau une seule substance, c'est à dire la chromatine, prend les colorants basiques, il faut admettre que le réticulum qui montre la coloration basique est imprégné par cette substance nucléaire; quand cette substance disparaît des filaments ceux-ci ne sont plus constitués que par leur substance propre, acidophile.

Dans les noyaux dont le réticulum est coloré par les teintures acides les grains chromatiques sont placés surtout au niveau des points nodaux du réticulum, quoique on puisse les rencontrer aussi sur le trajet des filaments. Auprès de ces grains basophiles on aperçoit souvent dans certains noyaux réticulaires, des granules

beaucoup plus petits; ils peuvent même prendre l'aspect d'une substance granuleuse et acidophile (p. e. rouge après la coloration par l'éosine; voir la fig. 19 sur la planche XXV). Cette masse granuleuse acidophile remplit ordinairement en quantité variable les mailles du réticulum. Nous reviendrons plus loin sur la signification de cette substance et des formations semblables que nous avons décrites dans les noyaux granuleux.

En général, le réticulum qui semble former une sorte de base. de squelette pour la substance chromatique qui imprègne les filaments ou s'accumule en des masses plus grandes au niveau des points nodaux, change très souvent de configuration. Tantôt il est plus étroit et se compose de minces et nombreuses fibrilles, tantôt il est plus large avec des filaments plus grossiers et plus longs. On peut constater aussi très facilement une grande variabilité de la structure réticulaire des divers noyaux (voir les fig. 19, 20, 21, 22, 24, 25 et 26 sur la planche XXV); aussi ne peut-on pas, d'après notre opinion considérer la structure réticulaire comme une structure constante, mais plutôt comme une structure nucléaire transitoire, passagère. Le réticulum ne présente pas une différenciation inaltérable de la substance nucléaire, sa configuration dépend probablement de divers états fonctionnels du noyau et change d'un élément à l'autre.

La comparaison des diverses images des noyaux réticulaires permet de supposer que cette structure nucléaire est liée avec les changements que subissent les grains chromatiques dans les noyaux de structure granuleuse. Qu'il existe en réalité un passage entre les noyaux granuleux et les noyaux réticulaires, cela est prouvé par les images que nous avons observées assez souvent sur nos préparations. La figure 17 de la planche XXV montre assez nettement cette structure de transition. Nous y voyons les grains chromatiques se ranger en filaments perlés qui s'entrecroisent et forment un réticulum éffacé, composé seulement de grains alignés, car on n'aperçoit pas dans le noyau figuré des filaments distincts. La ressemblance avec un noyau réticulaire est encore plus grande par ce fait que dans les points nodaux se trouvent des grains chromatiques de taille plus considérable.

En aucun cas on ne peut supposer que le réticulum des noyaux granuleux devient invisible à cause de la grande quantité de grains qu'ils renferment; on ne le voit pas parce qu'il n'existe pas. Il est alors nécessaire de chercher les changements d'une structure dans l'autre plutôt dans les processus qui ont lieu dans la substance des grains.

Noyaux de structure vacuolaire.

Les noyaux dont nous désirons décrire la structure dans les lignes qui vont suivre diffèrent très nettement de deux premiers types exposés plus haut. Nous leur donnerons le nom de noyaux «vacuolaires» ou «alvéolaires». On les rencontre très souvent sur les préparations des cœcums entériques des Isopodes que nous avons examinés, plus souvent même que les noyaux de structure réticulaire typique; les noyaux granuleux que nous avons considérés comme les noyaux-types des cellules glandulaires des organes entériques sont les plus nombreux.

En premier lieu, il faut trancher la question de savoir, question qui semble être de premier ordre, si les images des noyaux que nous venons de décrire présentent réellement une structure vacuolaire ou alvéolaire, ou s'il faut les interpréter comme appartenant à la structure réticulaire, avec mailles du réticulum plus régulières. En d'autres termes, il faut établir si nous avons affaire à un réticulum avec mailles délimitées par des filaments qui s'entrecroisent et s'unissent en divers sens, ou à une masse spumeuse formée de vacuoles ou d'alvéoles qui seraient délimitées par de minces travées, par des membranules très délicates.

La constatation de la structure vacuolaire sur des coupes est très difficile, car les coupes microscopiques, surtout quand elles sont minces, ne peuvent nous renseigner de façon sûre si nous avons sous les yeux des fibrilles ou les coupes de minces membranes. Les images microscopiques des parois des vacuoles ressemblent beaucoup aux images des filaments entrecroisés qui forment lé réticulum nucléaire. C'est pourquoi de nombreux auteurs considèrent ces deux structures, réticulaire et vacuolaire comme une structure unique et ne voient de différences que dans la régularité plus ou moins grande de mailles du réticulum. D'autres auteurs croient que dans la structure réticulaire les mailles du réticulum sont formées par des filaments qui s'entrecroisent et s'unissent dans divers sens, tandis que dans la structure vacuolaire les filaments qu'on voit sur les préparations répondent aux coupes de minces travées ou membranes qui délimitent des cavités complètement fermées. Ces deux images optiques se ressemblent beaucoup et c'est seulement dans des conditions extrèmement favorables qu'il est possible de voir les parois de vacuoles dans toute leur étendue, comme de minces membranes, quand on manoeuvre la vis micrométrique. D'ailleurs nous avons fait quelques observations qui nous permettent de différencier ces deux structures.

C'est tout d'abord la configuration générale du réticulum qui permet de la distinguer de la structure vacuolaire. Les mailles du réticulum sont le plus souvent moins régulières, elles montrent des formes et des dimensions variables: les mailles triangulaires, rectangulaires, allongées ou polyëdriques, tantôt très petites, tantôt beaucoup plus grandes sont entremelées les unes avec les autres. Les filaments qui les forment possèdent une épaisseur et une longueur variable, et s'entrecroisent en formant des points nodaux, au niveau desquels les filaments se rencontrent presque toujours au nombre de quatre.

La structure vacuolaire se distingue surtout par une régularité plus grande quant à la forme et les dimensions des vacuoles isolées, par l'épaisseur ordinairement uniforme des travées intervacuolaires, ensuite par le fait sur lequel Bütschli (14, 15) appelle notre attention, que les points nodaux sont toujours formés seulement par la réunion de trois parois vacuolaires. Les noyaux de structure vacuolaire que nous rencontrons dans les tubes entériques nous montrent d'ailleurs certaines formations qui, selon notre avis, permettent de dire que telle est bien leur structure: les éléments où on l'observe, sont composés de petites vacuoles délimitées de tous les côtés. Dans l'intérieur de ces vacuoles on rencontre des masses autrement colorées, ayant la forme de grains qui occupent presque toujours le milieu de chaque vacuole; dans les noyaux réticulaires, ces grains sont au contraire disséminés d'une façon irrégulière et placés sur le trajet des filaments ou plutôt sur les points nodaux du réticulum; on les rencontre très rarement à l'intérieur des mailles.

Les noyaux vacuolaires montrent une très grande variabilité non seulement quant à la forme et les dimensions des alvéoles, mais encore quant à la coloration des parois vacuolaires et du contenu qui remplit les cavités de ces vacuoles. Les diverses méthodes de fixation et de coloration fournissent donc des images bien variables quant à la structure minutieuse de cette masse spongieuse que représente le noyau cellulaire.

Les noyaux en question sont composés d'une quantité variable de vacuoles, dont chacune est délimitée par une paroi tantôt mince, tantôt plus épaisse. Les parois des vacuoles voisines s'accolent naturellement ensemble et semblent former une paroi unique pour deux vacuoles voisines. Les points nodaux où se rencontrent ordinairement les parois de trois vacuoles sont souvent plus accentués à cause de l'accumulation d'une plus grande quantité de la substance qui forme les parois vacuolaires. Dans quelques noyaux, ces points

nodaux sont encore plus distincts parce qu'ils sont occupés par des grains d'une autre substance nucléaire. A cause de la pression réciproque les vacuoles ne présentent pas toutes la même forme et grandeur: les unes sont plus rondes, les autres plus ovalaires ou même réctangulaires ou polyëdriques; celles qui se trouvent à la surface nucléaire sont ordinairement plus allongées. Les dimensions des alvéoles sont assez variables dans les divers noyaux, mais dans le même élément toutes les vacuoles montrent à peu près la même grandeur. La forme des vacuoles dépend aussi de leur nombre dans le noyau. Quand elles sont moins nombreuses, elles conservent plus nettement leur forme sphérique; quand le noyau en est bourré la pression réciproque augmente et la configuration des alvéoles devient de plus en plus irrégulière. Sur les coupes des noyaux vacuolaires, on ne voit presque jamais de contours tout à fait nets des travées intervacuolaires; quand on manœuvre la vis micrométrique on a toujours l'impression qu'on a affaire à de minces membranes et non pas à des filaments qui s'entrecroiseraient pour former le réticulum nucléaire.

Les images des noyaux vacuolaires que nous rencontrons dans les tubes entériques ressemblent presque complètement aux figures que donne Bütschli dans ces travaux sur la structure du protoplasme cellulaire (voir p. e. planche II. et IV. figg. 7 et 9).

Les liquides fixateurs dont nous nous sommes servi pendant nos recherches, nous ont tous donné les mêmes résultats; cependant, après certains fixateurs la coloration subséquente des parois vacuolaires et du contenu des vacuoles n'est pas toujours bien distincte. Le liquide de Flemming, ainsi que les liquides de Carnoy, Mann, Bouin, le sublimé seul ou acétique donnent les mêmes images avec cette différence seulement, que les pièces fixées avec le liquide de Flemming ne présentent pas d'ordinaire des images aussi instructives et nettes que celles données par les autres fixateurs sans acide osmique. Les noyaux en question se comportent de façon diverse vis-à-vis des colorants. Tandis que dans les uns les parois des alvéoles se colorent avec les colorants basiques, dans les autres, elles montrent une coloration acide, tantôt forte, tantôt plus faible, tantôt enfin une coloration mixte des deux colorants, — basique et acide, — avec prépondérance de l'un ou de l'autre.

L'examen attentif des préparations provenant de matériaux fixés et colorés de diverses façons nous a permis d'observer des images bien différentes que nous voulons décrire ici plus complètement. Les

parois des vacuoles se colorent en violet-foncé par l'hématoxyline, en bleu-foncé par le bleu-d'eau, en violet-rouge ou bleu-rouge foncé ou clair par les mêmes colorants suivis d'une coloration double avec l'éosine. Il est très difficile de décrire ici les colorations que nous avons obtenues avec les mélanges d'un colorant basique et d'un autre acide; il est seulement possible de les reproduire dans les dessins coloriés, et la reproduction des diverses nuances de ces colorations n'est pas très facile. Nous reproduisons seulement quelques types de ces noyaux, ceux que nous rencontrons le plus souvent sur les préparations.

Il est très interéssant de savoir que les noyaux vacuolaires prennent tantôt un seul colorant — basique ou acide, — tantôt les deux en quantité variable; c'est pourquoi nous avons pu retrouver sur les préparations une serie complète de noyaux, depuis ceux qui se colorent basiquement jusqu'à ceux qui prennent seulement le colorant acide. La différence de coloration est naturellement très grande: parmi ces noyaux, les uns ont des parois intervacuolaires colorées en violet ou en bleu-foncé, les autres sont colorées en rouge. Entres ces deux types extrêmes on trouve facilement une série de noyaux colorés par des colorants mixtes. Les figures 29 à 51 sur les planches XXV et XXVI interpréterons mieux ce que nous voulons dire, que toute description.

Les autres méthodes de coloration dont nous nous sommes servi donnent des images un peu différentes. Dans les pièces fixées avec le liquide de Flemming et colorées par la safranine, les noyaux en question montrent une coloration tantôt fortement rouge, tantôt plus faible, qui dépend seulement de la coloration des parois vacuolaires; dans certains cas elles prennent le colorant avec avidité, dans d'autres elles restent presque incolores. La coloration des coupes provenant de la même pièce par l'hématoxyline alunée et l'éosine donne des images assez variables. Les travées intervacuolaires prennent tantôt un colorant basique et dans ce cas se colorent en violet ou en bleu, tantôt les deux colorants basique et acide; il en résulte une coloration violet-rouge, ou une teinte rose-grisâtre, pâle. Ces diverses images démontrent donc, qu'on peut obtenir au moyens de colorants basiques et acides une certaine différenciation colorée des parois vacuolaires. La méthode d'Heidenhain à l'alun de fer, appliquée aux coupes fixées dans le liquide de Flemming donne aux travées intervacuolaires, tantôt une coloration noire forte, tantôt une coloration plus faible grisâtre, ce qui ne dépend en aucun cas de la décoloration consécutive.

Nous avons aussi essayé la triple coloration d'après Ehrlich-Biondi sous la forme de solution préparée par le procédé d'Heidenhain-Krause, ou sous la forme originelle empruntée à Ehrlich. La coloration avec ces deux solutions donne les mêmes résultats; il faut seulement ajouter qu'en général les préparations d'organes entériques même après la fixation au sublimé, ne se colorent pas toujours avec les solutions triacides de façon satisfaisante. Nous avons obtenu les meilleurs résultats pour la coloration avec les préparations fixées par le liquide de Carnoy. Les coupes colorées avec le triacide en solution concentrée ou diluée donnent — nous parlons maintenant des noyaux granuleux, — des images qui se comportent de même façon qu'après une autre coloration nucléaire: la chromatine nucléaire (la basichromatine) se colore en bleu-vert, et le nucléole prend la même coloration que le protoplasme cellulaire, rouge avec un peu de virage au jaune. Nous n'avons pas observé les masses granuleuses colorées en rouge-vif par le triacide, auxquelles M. Heidenhain donne le nom »d'oxychromatine«. Les noyaux réticulaires (voir la fig. 23 de la planche XXV) montrent les grains chromatiques colorés en vert-bleu, tandis que les filaments qui les unissent et qui forment les mailles du réticulum prennent une coloration rouge, très faible. Les noyaux de structure vacuolaire montrent tantôt une coloration verte, tantôt rouge, tantôt rouge-jaune des parois qui délimitent les vacuoles (voir les figg. 32, 39 de la planche XXV et XXVI).

L'hématoxyline ferrique d'Heidenhain colore plus ou moins intensement en noir les travées intervacuolaires. Nous avons reproduit diverses images des noyaux après cette méthode de coloration; les figures 33, 34, 35 et 36 sur la planche XXV montrent suffisamment toutes les particularités de structure vacuolaire et la différenciation colorée des substances qui composent le noyau. La coloration, comme nous le voyons, change d'un noyau à l'autre; tandis que sur les figures 33 et 34 les travées intervacuolaires sont assez épaisses et prennent toutes une coloration noire assez forte, sur la figure 35 on voit que les parois d'une partie des vacuoles sont beaucoup plus minces et leur coloration plus faible. Seulement les points nodaux deviennent plus accentués par l'amoncèllement de la substance qui prend plus avidemment le colorant. La figure 36 montre déjà des changements de coloration bien évidents. Les parois vacuolaires présentent seulement dans une partie du noyau une forte coloration noire, tandis que dans l'autre elles sont colorées en rouge, dans quelques points nodaux seulement se trouvent des amas de forme irré-

gulière fortement colorés. Le nucléole montre aussi la même coloration noire. Dans l'intérieur des vacuoles on voit des corps de configuration variable colorés comme les parois vacuolaires.

Les images des noyaux colorés par l'hématoxyline ferrique montrent une certaine constance quant au mode de coloration, c'est pourquoi on ne peut pas les attribuer à la décoloration par l'alun de fer, mais chercher l'interprétation de ces images dans les propriétés spéciales de la substance qui constitue les parois vacuolaires. Cette substance change ses affinités vis-à-vis les colorants basiques et acides, d'où vient la variation de la coloration.

Les noyaux vacuolaires présentent encore quelques particularités sur lesquelles nous voulons attirer l'attention du lecteur. Car ce n'est pas seulement la coloration des parois vacuolaires qui distingue les noyaux les uns des autres, mais aussi la présence dans les vacuoles mêmes de substances qui prennent une forme et une coloration spéciales et variables.

La figure 30 de la planche XXV présente un noyau de structure nettement vacuolaire. Les parois des alvéoles sont assez épaisses et montrent une coloration violet-foncée; les points nodaux sont plus accentués et semblent être formés de la même substance que les parois. L'intérieur des vacuoles est rempli complètement d'une substance finement granuleuse, presque amorphe même, colorée de la même manière, mais plus faiblement que la substance des travées. Regardons plus soigneusement la figure 31, qui montre un noyau vacuolaire avec des parois colorées en bleu-foncé par le mélange de bleu-d'eau et d'éosine. Les vacuoles de forme plutôt sphérique ou ovalaire possèdent des parois assez épaisses et semblent être tout à fait vides; mais un examen attentif montre qu'elles sont remplies d'une substance presque complètement amorphe colorée très légèrement en bleu-rouge clair.

La figure 32 donne l'image d'un noyau vacuolaire coloré avec le triacide d'Ehrlich-Biondi. Les vacuoles sont assez régulières surtout dans le milieu du corps nucléaire, tandis que près de la surface elles ont une forme plus allongée. Leurs parois prennent le colorant basique du mélange, donc le vert de méthyle. Les vacuoles qui se trouvent dans la partie basale du noyau semblent être remplies d'une substance amorphe colorée légèrement par le même colorant, celles de la partie superficielle du noyau contiennent une grande quantité de grains de très petite taille, colorés aussi par la teinture basique; leur coloration est beaucoup plus forte.

Tous les noyaux dont nous avons parlé plus haut ont cette propriété commune que les parois des vacuoles prennent toujours les colorants basiques, ceux qui colorent de façon caractéristique la substance nucléaire propre, c'est à dire la chromatine. Il faudrait donc supposer que les parois vacuolaires et la substance qui remplit les vacuoles sont formées de substance chromatique.

Auprès de ces noyaux nous rencontrons sur les préparations d'autres types qui diffèrent des premiers non seulement par la coloration variable des parois vacuolaires, mais aussi par la présence dans l'intérieur des vacuoles de corps figurés colorés d'une façon autre que les parois mêmes. Regardons de plus près la figure 37 de la planche XXVI. Nous y voyons un noyau dont la structure vacuolaire est bien nette à cause de la forme très regulière presque sphérique des vacuoles. Les parois vacuolaires acidophiles — en rouge avec l'éosine — sont en général minces, dans les points nodaux seulement on voit des amas plus grands de la substance même qui fait les travées intervacuolaires. Chaque vacuole se présente comme un espace clair et contient ordinairement un, rarement deux grains de volume assez considérable colorés basiquement en bleu par le bleu-d'eau. Les grains occupent presque toujours le centre de la vacuole. Dans le noyau représenté sur la figure 38 de la planche XXVI la structure générale reste presque la même: les vacuoles assez grandes, de forme plutôt polyëdrique, sont délimitées avec des parois minces colorées acidement. La plupart des vacuoles, surtout celles qui sont situées d'un côté du noyau, contiennent des grains qui montrent une coloration évidemment basique, bleue par le bleu-d'eau. Les uns sont très considérables, les autres plus petits et occupent tous le centre des vacuoles. Dans les vacuoles d'une autre partie du noyau, nous ne rencontrons pas de grains; elles sont au contraire remplies d'une substance presque amorphe qui montre la même coloration acide, mais beaucoup plus faible que les parois des vacuoles. Il faut encore mentionner que la dimension des vacuoles est presque à un certain point proportionnelle avec le volume des grains, les vacuoles petites possèdent des grains de petite taille, d'autres plus grandes sont occupées par des grains plus volumineux ou seulement par une substance amorphe.

La figure 39 (planche XXVI) montre un noyau qui ressemble beaucoup au dernier quant à la structure et diffère seulement par la coloration de ses parties constitutives; il provient d'une préparation colorée avec triacide d'Ehrlich-Biondi. Nous y voyons les vacuoles

assez régulières, de forme distinctement polyëdrique, arrondie, délimitées par des parois minces, colorées acidement en rouge-jaune par la fuchsine du mélange triacide. Les points nodaux sont bien évidents à cause d'amoncellement de la substance même qui fait des travées intervacuolaires. Toutes les vacuoles contiennent dans leur intérieur des grains de volume variable colorés fortement par les teintures basiques, en vert par le vert de méthyle du triacide. Un corps allongé de même coloration et de volume plus considérable occupe la vacuole plus grande située tout près de la surface interne du noyau.

Le noyau reproduit dans la figure 40 (planche XXVI) ne diffère des précédents que par la position des grains basophiles. Nous les voyons ici occuper les vacuoles situées seulement dans la partie du noyau qui est dirigée vers la lumière du canal sécréteur; les vacuoles de la partie basale sont au contraire remplies d'une substance presque amorphe ou finement granuleuse, colorée très faiblement aussi par le colorant basique.

Le noyau reproduit dans la figure 45 (planche XXVI) montre plus de différences. Il diffère surtout par la présence dans les cavités vacuolaires d'une substance finement granuleuse colorée basiquement. Les parois des vacuoles sont assez minces et se colorent très fortement par les teintures acides, en rouge par l'éosine, tandis que l'intérieur des vacuoles est rempli d'une substance finement granuleuse dont la quantité et la coloration augmentent de la base vers la partie interne du noyau. Tandis que dans les vacuoles basales cette substance prend une coloration faible, dans les autres vacuoles de la partie opposée sa coloration devient de plus en plus foncée. Cette substance granuleuse prend les mêmes colorants basiques que les grains qui occupent les vacuoles dans les types précédents de noyaux.

Les noyaux décrits et figurés plus haut possèdent tous la même caractéristique; ils sont composés de deux substances différentes, très bien différenciées au moyen de colorants basiques et acides. L'une de ces substances constitue des parois des vacuoles et prend la coloration acide, l'autre apparaît dans l'intérieur des alvéoles, tantôt sous la forme de grains, tantôt sous celle d'une masse granuleuse et se colore toujours par les colorants basiques.

La répartition de la substance basophile dans les noyaux de structure vacuolaire, dans lesquels les parois des vacuoles montrent une acidophilie évidente, peut se présenter de façon diverse. Les figures 47 et 48 de la planche XXVI reproduisent deux noyaux va-

euolaires avec des vacuoles de grandeur variable, plus grandes dans le milieu, plus petites dans les parties superficielles du noyau, de forme en général polyëdrique. Les vacuoles possèdent des parois minces, colorées par les teintures acides; les points nodaux, où se rencontrent ordinairement trois vacuoles, montrent aussi la même coloration, mais un peu plus accentuée. L'intérieur des alvéoles est rempli d'une substance amorphe ou légèrement granuleuse, acidophile. La substance basophile de structure finement granuleuse est accumulée seulement dans une partie du noyau, c'est à savoir, dans celle qui est dirigée vers la lumière du canal sécréteur. Dans la figure 47, le noyau montre une excroissance dirigée en ce sens; elle a la forme d'un cône dans lequel, ainsi que dans l'intérieur des vacuoles les plus voisines, se trouvent des masses granuleuses basophiles. Dans la figure 48, la substance basophile finement granuleuse fait saillie sous la forme de quelques excroissances coniques dans le cytoplasme, tandis que dans le noyau elle imprègne seulement les parois des vacuoles les plus superficielles. On la voit comme des grains colorés basiquement qui occupent surtout les points nodaux.

On observe encore sur les préparations des types de noyaux vacuolaires dans lesquels les vacuoles sont composées seulement d'une substance unique qui est colorée acidement et qui constitue leur paroi; la substance basophile fait complètement défaut. La figure 49 de la planche XXVI représente un tel noyau. Nous y voyons des vacuoles délimitées par des parois minces, avec des points nodaux plus accentués, remplies d'une substance finement granuleuse, même tout à fait amorphe. Les parois ainsi que la masse renfermée à l'intérieur des vacuoles montrent une coloration acide, — rouge après coloration par l'éosine. La figure 50 de la planche XXVI représente aussi une image semblable. Le noyau est coloré à la safranine, donc avec un colorant basique, mais la coloration plutôt rouge-grise prouve que les parois ainsi que l'intérieur des vacuoles ne contiennent pas de substance chromatique qui se colore toujours en rouge-vif. Ces dernières images persuadent que le noyau de stucture vacuolaire est constitué de deux substances qui diffèrent surtout par leurs propriétés de coloration. Ces substances constitutives — comme le montrent les préparations, — peuvent subir certaines modifications quant à leur développement et leurs relations réciproques; ces modifications causent de nouvelles images de configuration générale nucléaire.

Sur la figure 43 de la planche XXVI nous voyons l'augmentation de la substance qui forme les vacuoles; elles sont délimitées par des

parois très épaisses, colorées acidement; elles montrent des formes plutôt allongées et contiennent des masses compactes d'une autre substance qui prend une coloration nettement basique. La cavité presque entière de chaque vacuole est remplie de substance basophile, la disposition de cette dernière est très variable et correspond à la forme des vacuoles.

La figure 41 de la planche XXVI représente un noyau bien différent. Les vacuoles sont assez grandes, de forme plutôt sphérique, leurs parois sont en général assez minces; les points nodaux entre les vacuoles apparaissent seuls bien distinctement à cause d'amoncellement en quantité considérable de la substance qui forme les travées intervacuolaires. Les points nodaux et les parois prennent la même coloration acide, — rouge par l'éosine. Dans les vacuoles nous rencontrons des grains colorés basiquement, en violet par l'hématoxyline, dont la taille est beaucoup plus petite que celle des grains d'autres noyaux vacuolaires. Chaque vacuole contient 3 à 4 grains ou même plus encore. Ils sont d'ailleurs plongés dans une substance fondamentale qui montre aussi une coloration basique, mais plus faible.

Nous voulons encore appeler l'attention sur une image du noyau vacuolaire qui ressemble beaucoup aux précédents, mais diffère par la coloration de ses parties constitutives; elle est représentée dans la figure 42 (planche XXVI). Dans ce noyau les vacuoles montrent leurs parois colorées par les teintures acides, les grains qui occupent la cavité de chaque vacuole prennent aussi le même colorant. Les grains sont plongés dans une substance amorphe qui remplit les vacuoles et montre la même coloration acidophile. Il faut alors supposer que les parois vacuolaires, les grains et la substance qui les entoure sont formés de la même substance nucléaire qui prend seulement les colorants acides.

Les types de noyaux vacuolaires reproduits et décrits plus haut se recontrent le plus souvent dans les préparations examinées. Les observations soigneuses nous ont permis de découvrir encore quelques formes qu'on pourrait considérer comme transitoires, comme formes de passage soit d'un type structural vacuolaire dans l'autre, soit entre la structure granuleuse et la structure vacuolaire.

La figure 44 (planche XXVI) représente un noyau vacuolaire qui montre trois parties différentes l'une de l'autre par la coloration non seulement des parois vacuolaires mais aussi de la substance qui remplit les vacuoles. La partie basale du noyau contient des vacuoles

délimitées par des parois colorées acidement, — en rouge par l'éosine —; la substance qui les remplit prend aussi la même coloration, mais plus faible. Dans la partie médiane, les vacuoles possèdent des parois et un contenu colorés en bleu, donc un peu basiquement, tandis que la partie interne du noyau, dirigée vers la lumière du canal sécréteur, est constituée de vacuoles dont les parois montrent une coloration nettement basique, violette après coloration par l'hématoxyline alunée; elles contiennent des masses granuleuses colorées de la même façon, mais très fortement. Le passage d'une coloration dans l'autre se fait très lentement, insensiblement. Nous voyons réunis dans ce noyau les images des trois types nucléaires représentés dans les figures 49, 31 et 30.

Il est assez facile de démontrer que les noyaux de structure vacuolaire proviennent de noyaux granuleux, dans lesquels les grains chromatiques ont subi des processus auxquels nous avons donné le nom de »vacuolisation des grains chromatiques«. Regardons plus soigneusement la figure 29 de la planche XXV. Elle représente un noyau qui est composé d'une quantité assez considérable de petites vacuoles chromatiques de forme régulière, sphérique. Le milieu des vacuoles est plus clair que la périphérie qui est colorée par le colorant basique. Les vacuoles se touchent par leurs surfaces; de cette façon se forment les points nodaux entre trois vacuoles voisines; ils sont d'ailleurs très peu accentués à cause de petit nombre des vacuoles contenues dans le noyau. Imaginons que le nombre et la taille des vacuoles augmentent, dans ces conditions la pression réciproque de ces vacuoles leur conférera une forme polyëdrique, les points nodaux seront plus accentués et l'on aura tout ce que nous voyons dans les images des noyaux vacuolaires. Nous appuyant sur cette observation, il est nécessaire d'accepter l'opinion que les noyaux vacuolaires proviennent des noyaux granuleux, dans lesquels les grains chromatiques ont subi la vacuolisation.

La figure 46 de la planche XXVI, montre le passage de la structure granuleuse à la structure vacuolaire; le noyau figuré se compose de trois parties bien différentes non seulement quant à la structure, mais aussi quant à la coloration. La partie basale montre une structure granuleuse typique — nous y voyons des grains en général petits et deux beaucoup plus grands qui sont plongés dans une masse finement granuleuse de coloration acide (verte par le vert-lumière). La seconde partie contient seulement une grande quantité de grains qui présentent tous une coloration acide; quelques uns

seulement sont colorés fortement en noir par l'hématoxyline ferrique. Tandis que la limite entre deux parties précédentes est assez précise, elle s'éfface entre la deuxième et la troisième partie, où nous voyons apparaître les vacuoles avec des parois colorées tout d'abord par les teintures acides, puis par les teintures basiques. L'image des vacuoles et de leurs parois devient beaucoup plus évidente avec le changement de coloration. Dans la troisième partie du noyau les vacuoles ont un volume assez grand; leurs parois sont épaisses, les points nodaux sont fortement accentués à cause des grains noirs qui les occupent. Des grains volumineux de même coloration se trouvent aussi dans les vacuoles les plus superficielles, les vacuoles éloignées de la surface nucléaire sont remplies seulement d'une masse colorée en gris, tandis que les autres plus basales montrent dans leur intérieur une substance finement granuleuse colorée par les colorants acides. L'image du noyau décrit démontre donc bien distinctement le passage insensible d'une structure nucléaire dans l'autre.

La comparaison des images précédentes, sur lesquelles on peut observer le passage direct d'une structure nucléaire dans l'autre, permet de conclure que le noyau »au repos« ne possède jamais une structure unique, monomorphe, mais que cette structure change d'un noyau à l'autre, change même dans les diverses parties d'un même noyau; elle est alors polymorphe. Ces changements structuraux dépendent sans doute des processus fonctionnels qui ont lieu dans l'élément nucléaire.

L'examen soigneux des noyaux vacuolaires et la comparaison de divers types nucléaires qui montrent cette structure permet de tirer des conclusions certaines. Ces noyaux sont composés de deux substances différentes: d'une substance qui se colore toujours basiquement, d'une autre substance qui change de coloration, mais qui, dans certains cas, prend les colorants acides. La comparaison de la coloration de la première ubstance avec les propriétés colorables de la substance chromatique dans les noyaux réticulaires et granuleux, fait admettre que la substance basophile représente dans les noyaux vacuolaires la chromatine nucléaire, tandis que la substance acidophile représente la linine ou plastine nucléaire. La chromatine est répartie dans les noyaux en question de diverse façon: tantôt elle prend la configuration des corps sphériques ou allongés ou d'une masse finement granuleuse, qui occupent les cavités vacuolaires, tantôt elle imprègne seulement les parois des vacuoles, d'où leur coloration basique. Quand la chromatine quitte les parois des vacuoles

pour tomber dans leur intérieur, les propriétés de la substance qui constitue les parois deviennent bien différentes et nettes, — dans ces conditions elles prennent seulement les colorants acides. Toute trace de chromatine dans les vacuoles ou dans leurs parois se manifeste aussitôt par le changement de la coloration acide en coloration basique.

Nous reviendrons encore sur l'interprétation de toutes ces images dans la partie suivante de notre mémoire.

Dans les lignes qui précèdent nous avons décrit plus complètement les images des noyaux qu'on rencontre le plus souvent dans les cellules glandulaires des tubes entériques des Isopodes examinés. Les figures qui accompagnent notre travail et qui ont été dessinées avec le plus d'exactitude possible, non seulement quant à la forme et à leur structure interne, mais aussi quant à leur coloration, montrent toutes ces particularités structurales d'une façon plus précise que toute description.

Il faut ajouter encore que nous avons reproduit seulement les images nucléaires qui étaient bien nettes et se distinguaient facilement les uns des autres; nous avons laissé de côté beaucoup de formes de passage pour ne pas augmenter le nombre déjà considérable de nos figures. —

III. Réalité des images et leur signification.

En nous basant sur les diverses images décrites plus haut, nous essayerons de donner au lecteur l'interprétation de ces divers changements morphologiques de la structure du noyau. Il faut tout d'abord répondre à la question qui se pose d'elle-même, c'est à dire, quelle signification doit être attribuée à toutes ces images nucléaires qui diffèrent tellement les unes des autres; ensuite il faut savoir s'il est possible de les réunir en une série complète, en un cycle évolutif dont les stades successifs seraient représentés par certains types nucléaires, en d'autres termes, s'il est possible de considérer les diverses formes structurales seulement comme des formes de passage et transitoires d'un seul type nucléaire.

La structure que montrent ordinairement les noyaux des cellules glandulaires des tubes entériques des Isopodes est, comme nous l'avons déjà mentionné plus haut, nettement granuleuse; nous trouvons cette structure dans la plupart des noyaux chez tous les animaux examinés, sur toutes les préparations fixées et colorées avec

n'importe quelle méthode. On doit donc considérer la structure granuleuse comme la structure typique des noyaux des tubes entériques. D'autre part un coup d'œil jeté sur les figures qui accompagnent notre travail persuade, que les changements structuraux sont tellement nombreux et variables, qu'il semble bien difficile de chercher à les réunir en une série, surtout si on régarde les figures séparément.

Il est donc nécessaire en premier lieu de répondre à la question: quelle signification faut-il attribuer aux images nucléaires qui diffèrent considérablement de la structure granuleuse typique? Tous ces changements de la structure nucléaire dépendent-ils de la fixation et de la coloration des objets examinés? — ou bien représentent-ils des processus régressifs, la dégénération des éléments nucléaires? — ou enfin sont-ils l'expression de processus fonctionnels spéciaux qui ont lieu dans le noyau et entrainent les modifications de la structure nucléaire? — Toutes ces questions doivent être traitées complètement avant de chercher l'explication des faits observés.

Les images de structure nucléaire décrites et figurées diffèrent tellement de celles que montrent la plupart des noyaux des tubes entériques, qu'il est nécessaire de donner les arguments qui démontrent que les images observées ne représentent pas des images artificielles.

Les méthodes de fixation ainsi que celles de coloration ont été vivement critiquées par A. Fischer dans ses nombreux travaux (38, 40). Cet auteur a démontré que les divers fixateurs que l'on emploie dans la technique histologique exercent une action coagulante sur les substances albuminoïdes dont est composé le protoplasme et le noyau cellulaires; ils causent dans les éléments examinés des structures qui ressemblent à celles qu'on peut déterminer par la précipitation au moyen de liquides fixateurs dans les solutions de divers corps albuminoïdes in vitro ou dans les cellules artificielles, faites de moelle de sureau dont les cavités sont remplies de solutions albuminoïdes. Les solutions sur lesquelles on agit avec les liquides fixateurs donnent des précipités qui montrent sous le microscope une configuration bien variable; tantôt ils prennent la forme de grains petits ou plus volumineux, tantôt de filaments ou même de réticulum. Il décrit p. c. qu'une solution de nucléine précipitée par le liquide de Flemming ou l'acide chromique donne l'image de petits granules qui sont très souvent alignées en chaînettes. C'est pourquoi l'auteur croit que beaucoup de structures qu'on observe dans les élé-

ments cellulaires, dépendent jusqu'à un certain dégré de la coagulation artificielle.

La même opinion quant à la structure nucléaire est également soutenue par Tellyesniczky; cet auteur (151) critique vivement toutes les théories de la structure nucléaire et rapporte les images décrites par de nombreux auteurs aux artefacts dûs à la fixation des noyaux par les liquides coagulants. Pour Tellyesniczky la structure interne du noyau qu'on observe si facilement sur les préparations fixées est le résultat de la coagulation des substances nucléaires homogènes. Tous les liquides fixateurs qui n'exercent pas d'action précipitante sur les substances nucléaires, ne causent pas de modifications de la structure homogène du noyau qu'on observe dans les éléments vivants; tous les autres fixateurs, surtout ceux qui contiennent de l'acide acétique qui coagule fortement les substances nucléoprotéides, donnent des images structurales très nettes. L'irrégularité de cette structure résulte de la coagulation, qui peut être tantôt granuleuse, tantôt filaire, tantôt réticulaire; elle témoigne, d'après cet auteur en faveur d'un phénomène de coagulation. D'autre part Tellyesniczky suppose aussi que »die Form der Fällung nicht so sehr von der Qualität des Fällungsmittels, als vielmehr von dem Zustande des Kerns abhängig ist« (l. c. pag. 699), donc que les divers états fonctionnels du noyau exercent une certaine influence sur les images obtenues après l'action des liquides fixateurs coagulants.

Les opinions des auteurs cités plus haut demandent de notre part beaucoup d'exactitude dans les recherches et de précaution dans l'appréciation des images offertes par les éléments cellulaires après la fixation.

Les faits suivants témoignent en faveur de la réalité et de l'exactitude des images que montrent les noyaux observés sur les préparations fixées des organes entériques.

1°. La fixation des pièces petites et délicates comme les tubes entériques des Isopodes, qui possèdent des parois très minces et composées seulement d'une très mince couche musculaire et d'une rangée unique d'éléments épithéliaux, se fait presque momentanément; il en résulte que tous les processus d'osmose ou de solution des substances qui se trouvent dans le cyto- et caryoplasme sont impossibles ou presque impossibles. C'est pourquoi les diverses images des noyaux cellulaires que nous avons rencontrées sur les préparations ne dépendent pas de la fixation, pour cette autre raison encore, que tous les éléments cellulaires et leurs noyaux sont dans les mêmes

conditions vis-à-vis le liquide fixateur qui pénètre de l'extérieur et de la base des cellules vers l'intérieur des tubes. Si les noyaux cellulaires présentent des structures morphologiques variables, celles-ci ne peuvent pas dépendre de la fixation, mais de conditions diverses qui se rencontrent dans les noyaux eux-mêmes. Il faut donc chercher l'interprétation de ces images nucléaires dans l'état des noyaux et non dans les conditions extérieures, comme la fixation.

2°. On pourrait supposer encore qu'un certain liquide fixateur réagit d'une façon spéciale sur les noyaux des éléments cellulaires et provoque l'apparition des structures spécifiques. Mais les divers liquides fixateurs dont nous nous sommes servi pendant nos recherches n'exercent aucune influence visible sur les images mentionnées plus haut. Il existe seulement à ce point de vue une différence secondaire, c'est à dire que dans certaines préparations, indépendamment du mode de fixation les changements de la structure nucléaire apparaissent plus souvent que dans les autres; ce fait dépend, d'après nous, uniquement d'un état fonctionnel différent des noyaux examinés. Les liquides fixateurs comme le sublimé seul ou additionné d'acide acétique, les liquides de Bouin, Mann, Carnoy, Flemming, Hermann etc. donnent les mêmes aspects de la structure nucléaire; ils ne peuvent donc dépendre de la fixation par un certain liquide fixateur. Nous voulons encore insister sur ce fait, que si les changements de la structure dépendaient de la fixation, la plupart des noyaux examinés devraient présenter la même structure ou tout au moins une structure semblable, car tous les noyaux, au moment de la fixation, se trouvent dans les mêmes conditions par rapport au liquide fixateur; la pénétration de celui-ci se fait de la même manière pour toutes les cellules et pour tous les noyaux. Les images structurales observées contredisent absolument l'idée qu'il existe une relation quelconque entre ces images et l'action des liquides fixateurs.

3°. Les images que nous avons reproduites dans les planches XXIV—XXVII montrent une certaine constance et un cachet spécial qui n'existe jamais dans les images artificielles. C'est pourquoi nous sommes persuadé, que ces structures variées ne peuvent pas dépendre de la fixation, mais doivent être attribuées aux divers états fonctionnels des éléments nucléaires.

4°. On peut enfin rassembler les diverses images de structure nucléaire en un cycle évolutif; on peut trouver facilement des passages d'une structure à l'autre; ce fait est d'une part contraire à l'opinion que ces images sont artificielles et d'autre part prouve

qu'elles sont seulement l'expression des divers états où se trouvent les noyaux examinés.

D'après notre opinion il n'y a aucun doute quant à la réalité des images structurales observées. Il faut encore se demander, si elles ne représentent pas des processus régressifs, la dégénération du corps nucléaire.

De nombreuses recherches ont démontré que chaque cellule, organisme unicellulaire ou partie constitutive d'un métazoaire, possède un terme de sa vie, après lequel elle dégénère et meurt. Cette dégénérescence se manifeste dans toutes les parties de la cellule, dans le noyau et dans le protoplasme; toutes les deux subissent ce phénomène de dégénération. De nombreuses expériences ont démontré d'une façon certaine que le protoplasme ne peut pas vivre sans noyau et que le noyau ne peut exister sans le protoplasme; c'est pourquoi tous les auteurs considèrent l'élément cellulaire comme un corps plasmatique, dans lequel le noyau et le cytoplasme vivent dans une symbiose. Mais jusqu' aujourd'hui nous ne savons guère si les processus dégénératifs atteignent parallèlement le protoplasme et le noyau ou s'ils commencent tout d'abord dans l'une ou l'autre de ces deux parties constitutives de l'élément cellulaire. Nous ne connaissons également pas bien les phénomènes de la dégénération, surtout les premières modifications qui ont lieu dans le corps cellulaire, car ils échappent le plus souvent à l'examen microscopique.

La dégénérescence du noyau est un phénomène assez fréquent; beaucoup de cellules, avec n'importe quelle fonction physiologique, peuvent montrer des noyaux dégénérés auprès des noyaux normaux. Dans certains éléments glandulaires dans lesquels les noyaux jouent un rôle actif pour la production du produit de sécrétion, les noyaux dégénèrent en nombre assez considérable pour passer ensuite dans le produit sécrété et former un de ses constituants. Ce phénomène a été constaté p. e. pour la glande mammaire, dans laquelle, pendant la période de lactation, on observe assez souvent des noyaux dégénérés et leur passage dans le lait, où ils fournissent le matériel de la nucléoalbumine (Limon).

Les phénomènes de dégénérescence nucléaire ont été examinés par beaucoup d'auteurs qui les ont observés sur les objets bien différents. L'examen minutieux du processus spermiogénétique surtout a montré une grande quantité d'images diverses en rapport avec la dégénération nucléaire. Flemming (46), Hermann (70, 71), Drüner (30), Heidenhain (60), Bouin (10) et beaucoup d'autres ont constaté qu'une

grande quantité de noyaux des cellules séminales subissent des phénomènes dégénératifs qui peuvent les atteindre à chaque stade de leur évolution. De nombreux noyaux dégénérés ont eté décrits aussi par Flemming (45), Ruge (140) et d'autres au cours de l'atrésie du follicule de de Graaf dans les glandes sexuelles femelles.

Les images que présentent les noyaux pendant la dégénération, varient d'un élément à l'autre: les phénomènes dégénératifs peuvent être différents dans les noyaux des divers tissus, d'où les noms divers donnés aux formes de la dégénérescence nucléaire. Une forme de dégénération qu'on rencontre assez souvent est connue sous le nom de »fragmentation nucléaire« ou de »caryorrhexis«. Ce processus se manifeste par la formation dans l'intérieur du noyau des boules chromatiques d'une taille très variable aux dépens du réseau chromatique; ces boules peuvent se dissocier en particules chromatiques très petites qui peuvent franchir les limites du noyau et passer dans le cytoplasme, où elles subissent la dissolution et disparaissent complètement. Un mode très fréquent aussi est celui qui apparaît sous la forme de »pyknose«; il se manifeste surtout par la diminution de volume du noyau par suite de la rétraction et de la condensation du réseau chromatique: le noyau tout entier se colore de plus en plus fortement et uniformément et prend l'aspect d'un corps irrégulier, compacte et sombre, — c'est l'état pyknomorphique du noyau: le processus de dissolution de la masse nucléaire fait suite à cet état. Le noyau condensé perd continuellement de sa substance; la chromatine change ses qualités chimiques et ne se colore plus de façon caractéristique par les colorants basiques, mais prend seulement les colorants acides. Enfin, pendant la dernière période, il y a une fragmentation de ce corps nucléaire dégénéré; les particules se dispersent dans le cytoplasme où elles disparaissent sans laisser aucune trace.

On distingue encore une forme de dégénération nucléaire, à laquelle on a donné le nom de »caryolyse« ou »chromatolyse«. Elle se traduit par la dissolution de la chromatine dans le suc nucléaire, d'où résulte une coloration forte et uniforme du noyau entier, même du protoplasme environnant à cause de son imbibition par la chromatine dissoute. La chromatine perd ensuite progressivement ses propriétés chimiques et morphologiques, ce qui détermine une diminution de sa coloration basique et du volume nucléaire. Le noyau devient de plus en plus pâle, se colore seulement par les teintures acides et se différencie très peu du cytoplasme ambiant; enfin il disparaît complètement dans le protoplasme cellulaire.

Certains auteurs [Flemming (l. c.), Hermann (l. c.), Drüner (l. c.), Bouin (l. c.)] ont décrit encore une forme de dégénérescence nucléaire, dans laquelle apparaissent dans le noyau une ou plusieurs vacuoles qui s'accroissent et occupent bientôt presque toute la cavité nucléaire. Ces vacuoles refoulent le réseau chromatique qui se contracte, se résout et la chromatine disparaît peu à peu de l'intérieur du noyau. Dans les vacuoles on rencontre souvent des corpuscules spéciaux que Drüner (l. c.) considère comme un parasite qui attaque le noyau. Il lui donne le nom de *Micrococcidium caryolyticum*. Cette forme est connue sous le nom de dégénérescence »vacuolaire«.

Les processus dégénératifs décrits plus haut peuvent modifier plus ou moins nettement la forme nucléaire dans les divers tissus, même dans les éléments d'un même tissu. Ces quelques formes de dégénération nucléaire peuvent se rencontrer en même temps. Mais tous ont ce caractère commun que la substance chromatique, ce constituant caractéristique de chaque noyau, après avoir subi certains changements régressifs, disparaît enfin plus ou moins rapidement de la cavité nucléaire et devient tout à fait invisible à cause de sa dissolution dans le protoplasme cellulaire ambiant. Très souvent, ordinairement toujours, s'il n'y a dans la cellule qu'un seul noyau, le processus dégénératif du noyau est suivi de la dégénérescence du cytoplasme, car l'élément cellulaire ne peut exister sans le noyau.

La description de ces quatre modes de dégénération nucléaire et les images que nous trouvons dans les travaux des auteurs cités plus haut, diffèrent beaucoup des descriptions et des figures qui dans notre mémoire représentent les changements structuraux des noyaux examinés. Après tout ce que nous avons dit plus haut il faut admettre l'opinion que les images des noyaux que nous avons observées dans notre objet de recherches n'ont aucun rapport avec les processus de dégénérescence nucléaire.

Nous désirons encore nous justifier de ce que nous avons donné une si longue description des phénomènes dégénératifs du noyau; il faut en effet avouer que, pendant nos recherches, la supposition s'est éveillée plusieurs fois dans notre esprit que les images des noyaux, surtout de structure vacuolaire pouvaient représenter des images de dégénérescence nucléaire. Car nous avons observé assez souvent des noyaux de structure vacuolaire, de configuration et coloration variables, dans les cellules épithéliales des tubes entériques détachées de la membrane basale et tombées dans la lumière du canal sécréteur. Le protoplasme de ces éléments montrait souvent des signes de dégéné-

ration; il était contracté, condensé, sans structure visible et se colorait tantôt mal tantôt très fortement par les colorants plasmatiques. D'autre part il faut appeler l'attention sur ce fait que dans beaucoup de cellules dont le protoplasme semble être tout à fait normal, on trouve des noyaux qui montrent des phénomènes dégénératifs bien évidents sous les formes décrites plus haut.

C'est pourquoi en examinant une grande quantité de préparations des tubes entériques nous avons dirigé spécialement notre attention sur les endroits qui montraient une dégénération nette de certaines parties de l'épithélium glandulaire. Presque dans chaque tube, on observe des territoires assez larges, où de nombreuses cellules se sont détachées de la membrane basale, proëminent dans la lumière du canal sécréteur ou le remplissent plus ou moins complètement. Ces éléments montrent des signes bien marqués de dégénération; Guieysse les a bien décrit dans son remarquable travail sur le canal digestif des Crustacés décapodes (58). Il considère ce phénomène comme un processus physiologique, c'est pourquoi il lui donne le nom de »dégénération physiologique«.

Dans les cellules détachées et même dans les autres cellules en rapport avec la membrane basale nous avons observé de nombreux noyaux en voie de dégénérescence, le plus souvent sous la forme de pyknose ou de caryolyse. Les uns sont déformés, leur volume est diminué, la substance chromatique est condensée et colorée diffusément et fortement tout d'abord par les colorants basiques, puis par les colorants acides; les autres noyaux montrent une diminution évidente de leur colorabilité, une structure quelconque, et se présentent comme des taches claires plongées dans le cytoplasme; c'est seulement par leurs formes extérieures qu'ils ressemblent à des noyaux cellulaires.

Guieysse (l. c.) décrit encore dans son travail une nouvelle forme de dégénération nucléaire, qu'il a observée chez les Crustacés dans les cellules des organes entériques. Cette forme diffère beaucoup de celles que nous avons présentées plus haut, par les modifications que subit le nucléole. Dans les noyaux qui dégénèrent on voit une hypertrophie évidente du nucléole, qui à mesure qu'il augmente de volume, repousse les grains de chromatine qui se dispersent et s'appliquent contre la membrane nucléaire. Le nucléole grossi pousse ensuite des prolongements avec lesquels il réjoint la membrane du noyau, prend une forme astéroide et remplit de plus en plus la cavité nucléaire; en même temps les grains chromatiques se fragmentent en particules très petites pour disparaître complètement.

L'intérieur du noyau est alors rempli par la substance nucléolaire hypertrophiée sous la forme d'une masse spongieuse qui ne se distingue que très peu du protoplasme environnant. Le processus décrit par Guieysse et reproduit dans quelques dessins ne répond en rien aux images que nous reproduisons dans notre travail. Nous avons cherché en vain sur les préparations des Isopodes examinés des noyaux montrant des images semblables à celles de Guieysse.

D'après tout ce que nous avons dit, nous ne pouvons considérer tous les aspects morphologiques de la structure nucléaire que nous avons décrit minutieusement comme dépendants de processus dégénératifs; toutefois, comme nous l'avons mentionné plus haut, nous avons observé des images identiques (des noyaux vacuolaires surtout) dans les cellules nettement dégénérées qui étaient détachées de la membrane basale. Il faut donc rejeter décidement la supposition que les images dissemblables offertes par les noyaux des organes entériques sont dues à la dégénération nucléaire. La fréquence de ces changements structuraux, leur apparition périodique, enfin leur dépendence vis-à-vis de certains états fonctionnels des organes entiers s'élèvent aussi contre la supposition de dégénérescence.

Après avoir rejeté l'opinion que les images des noyaux examinés dépendent de la fixation ou représentent des phénomènes de dégénérescence nucléaire, nous devons admettre la troisième opinion énoncée plus haut que toutes les modifications structurales décrites et figurées sont l'expression d'une fonction nucléaire spéciale, qui, dans les noyaux des organes entériques, est tellement active qu'elle se manifeste par des modifications de la structure nucléaire.

Nous voulons encore appeler l'attention sur l'observation que nous avons faite en examinant les préparations des tubes entériques qui provenaient d'animaux nourris et à jeun. Tandis que dans les préparations des premiers de nombreux noyaux montrent des changements de la structure bien évidents, dans les préparations des seconds tous les noyaux présentent la même structure granuleuse; on y rencontre seulement un nombre limité de noyaux dont la structure s'est modifiée. Quand, après quelques jours de jeûne, on nourrit de nouveau les animaux et qu'on fixe leurs tubes entériques, on voit tout de suite des images nucléaires très variées et en quantité considérable. Cette observation prouve aussi que les changements de la structure nucléaire dépendent de la fonction des éléments qui tapissent les organes entériques.

La fonction des organes entériques est très complexe, comme l'ont démontré les recherches expérimentales exécutées par FRENZEL (47, 48), CUÉNOT (25), M[lle] DEFLANDRE (27), GUIEYSSE (l. c.) et beaucoup d'autres auteurs. Toutes ces recherches démontrent que les cellules épithéliales qui tapissent les tubes entériques exercent une fonction multiple et importante pour le métabolisme de l'animal. Ces fonctions sont les suivantes.

Une fonction digestive, dans laquelle les cellules fonctionnent comme éléments glandulaires qui sécrètent un liquide digestif contenant des ferments protéolytiques.

Une fonction absorbante; tous les produits digérés qui deviennent solubles sont absorbés par les éléments cellulaires.

Une fonction excrétrice; les éléments éliminent de l'organisme animal toutes les substances nuisibles p. e. des venins.

Une fonction d'arrêt pour certaines substances nuisibles qui injectées dans le corps d'animal passent dans les cellules des cœcums entériques où elles sont arrêtées pendant quelque temps.

Une fonction anticoagulante; le liquide sécrété par les cellules des tubes entériques empêche la coagulation du sang des Crustacés et même des Mammifères.

Enfin les tubes entériques fonctionnent comme un organe de dépôt pour les graisses qui s'y accumulent [M[lle] DEFLANDRE (l. c.)].

Ces divers modes de fonctionnement des éléments épithéliaux qui tapissent les organes entériques des Isopodes sont sans doute accompagnés de changements structuraux du protoplasme cellulaire. Et puisque, d'après des opinions déjà très nombreuses, les noyaux jouent un rôle important pendant la fonction du cytoplasme il faut admettre que les noyaux d'éléments qui possèdent des fonctions tellement multiples montreront aussi des modifications très variées, en rapport avec leur fonctionnement. C'est pourquoi, en nous basant sur les recherches anciennes et les nôtres, nous nous permettons d'exprimer l'opinion suivante: tous les changements morphologiques de la structure nucléaire dépendent exclusivement de la fonction des noyaux qui accompagne les divers états fonctionnels du protoplasme cellulaire.

La fonction dont il s'agit dans les noyaux des tubes entériques et qui se manifeste de façon si évidente doit être considérée comme une fonction sécrétrice et excrétrice du noyau.

IV. Recherches sur la fonction du noyau.

Que le noyau prenne part à tous les actes de la vie cellulaire, qu'il ne doive plus être considéré seulement comme un organe reproducteur pendant la division cellulaire, — ce sont là des faits déjà bien connus et sur lesquels tous les auteurs sont d'accord. Quant aux manifestations de cette fonction multiple du noyau, nos connaissances ne sont pas encore complètes surtout à cause de la difficulté des observations: le petit volume de l'élément cellulaire entier et en premier lieu du noyau, la petitesse du territoire sur lequel il agit, l'insuffisance de nos moyens de recherches et de nos modes d'investigation, ne permettent pas d'observer d'une façon facile tout ce qui se passe dans le noyau pendant les divers états fonctionnels. Le rôle que le noyau joue dans les processus de la division cellulaire est bien connu; les changements que subissent pendant cette période les substances nucléaires sont tellement évidents qu'on peut les distinguer facilement même avec des méthodes élémentaires. On ne peut pas dire la même chose des autres fonctions nucléaires dont le noyau est le théatre pendant les diverses périodes de la vie cellulaire.

Les phénomènes nucléaires qui ont lieu pendant la fonction sécrétoire des éléments glandulaires sont les plus évidents. Plusieurs auteurs qui se sont occupés de ces recherches, ont décrit et constaté, que la sécrétion glandulaire a lieu non seulement dans le cytoplasme, mais que le noyau cellulaire joue aussi un rôle important dans la formation du produit sécrété. Ils ont démontré aussi que le noyau exerce non seulement une influence sur le mode de sécrétion, mais qu'il donne au protoplasme cellulaire une partie de la substance qui représente le matériel utilisé pour la formation du produit de sécrétion. Les recherches minutieuses faites sur cette question prouvent que le processus sécrétoire du noyau, que la participation du noyau à la sécrétion protoplasmique peut se faire suivant un mode assez variable et d'une façon plus ou moins évidente.

Le noyau peut changer de forme et souvent aussi de position dans la cellule pendant les diverses phases de la sécrétion, pour exercer une influence plus grande sur certaines régions du cytoplasme; le noyau excrète, élimine dans le cytoplasme les substances qui se trouvent ordinairement dans son intérieur ou qu'il a élaborées, pour prendre part à la production du sécret; enfin d'après les recherches les plus nouvelles, une partie du noyau s'est différenciée et reste pendant toute la vie cellulaire répartie dans le cytoplasme sous la

forme de »chromidium« (R. Hertwig) ou d'»appareil chromidial« (Goldschmidt), qui doit remplir d'après les opinions de ce dernier auteur les fonctions végétatives de la cellule.

Le noyau participe à la formation du produit de sécrétion tantôt par élimination dans le cytoplasme de substances nucléolaires qui y représentent des formations spéciales connues sous les noms de »plasmosomes«, »pyrénosomes« et beaucoup d'autres; de nombreux auteurs (Ogata, Platner, Laguesse, Vigier et d'autres) les ont observées et les ont décrites dans diverses cellules glandulaires; tantôt par le passage dans le cytoplasme de la substance nucléaire propre, c'est à dire, de la chromatine, qui s'y répand dans le protoplasme et fournit le matériel nécessaire pour l'élaboration du produit de sécrétion, ou imprègne tout d'abord des formations spéciales protoplasmiques (filaments basaux, ergoplasme, ergastoplasme); ce serait par l'intermédiaire de ces formations qu'elle prend part à la fonction sécrétoire de la cellule. Enfin le noyau peut produire dans son intérieur une sorte de sécrétion sous la forme de granulations qui diffèrent des substances nucléaires par ses propriétés et ses réactions colorées; ces granulations passent ensuite dans le protoplasme cellulaire où elles s'hydratent et donnent le produit de sécrétion lui-même (M[me] Phisalix-Picot).

Cette élimination de substance chromatique ou d'autres substances nucléaires dans le cytoplasme se fait d'une façon très restreinte dans la plupart des éléments glandulaires, c'est pourquoi il est difficile d'observer les phénomènes de sécrétion et d'excrétion nucléaire dans les conditions ordinaires. Ces processus ne provoquent pas d'ordinaire des changements considérables dans la structure du noyau et c'est seulement la diminution de chromaticité nucléaire qui le plus souvent est le seul signe de la fonction excrétice du noyau. Quels changements ont lieu dans l'intérieur du noyau? Quels processus se passent à son intérieur pendant la fonction nucléaire? Quel sort la substance chromatique subit-elle, comment traverse-t-elle la membrane nucléaire pour passer dans le cytoplasme, comment se régénère-t-elle dans le noyau? — Tous ces faits restent jusqu'ici peu connus à cause de l'insuffisance de nos moyens d'investigation et surtout, — c'est une chose de grande importance — à cause du manque d'objets favorables pour des recherches aussi minutieuses.

Il nous semble que nous avons trouvé un tel objet favorable dans les tubes entériques des Isopodes marins. Afin de faire l'étude des changements structuraux que montrent les noyaux des cellules

glandulaires dans nos préparations et que nous avons considérés comme en relation avec la fonction sécrétoire du noyau, nous croyons utile de faire auparavant une courte revue bibliographique pour nous renseigner sur ce que l'on sait des processus fonctionnels du noyau dans les divers éléments cellulaires. Il nous sera ensuite plus facile de donner une interprétation des images observées dans notre objet de recherches.

Le premier qui a appelé l'attention sur les changements subis par le noyau pendant la fonction sécrétoire des éléments glandulaires est R. Heidenhain (65); en étudiant les glandes salivaires pendant leur activité, il a constaté des changements dans la forme, la position, le volume et la chromaticité du noyau. Les mêmes résultats ont été obtenus par Schmidt (144) qui a examiné les noyaux des cellules glandulaires séreuses pendant leur activité.

Ces deux premiers travaux ont attiré l'attention sur les processus qui ont lieu dans les noyaux pendant la fonction sécrétoire de divers éléments glandulaires et ont excité de nombreux auteurs à rechercher le rôle joué par le noyau dans la fonction sécrétoire.

Gaule (52, 53), Nussbaum (117), Ogata (118), Platner (123), Nikolaides et Melissinos (115), Ver Eecke (155), Laguesse (88, 89) ont constaté dans leurs études sur la fonction sécrétoire des cellules du pancréas, que les substances nucléolaires qui se caractérisent par une coloration spécifique, passent pendant l'activité de la cellule du noyau dans le cytoplasme, où elles forment des corps spéciaux, auxquels ils ont donné les noms de »plasmosomes«, de »parasomes«, de »corps paranucléaires«, de »corps nucléoides« etc. Ces corps, après avoir subi dans le cytoplasme certaines modifications, fournissent le matériel pour la production des grains de sécrétion. On a constaté aussi que ce transport de substance nucléolaire dans le cytoplasme a lieu surtout dans les cellules glandulaires qui élaborent des enzymes, des ferments; les grains de ces sécrets doivent provenir en premier lieu de ces formations nucléolaires qui dans le cytoplasme se fragmentent et se divisent en petites particules qui se transforment ensuite par l'intermédiaire du cytoplasme en grains de zymogène. Laguesse (l. c.) admet également que la chromatine prend aussi part à la formation des corps paranucléaires, comme en témoignent les propriétés colorées de ces corps; c'est pourquoi il appelle cette substance »metanucléine«. La chromatine est nécessaire à la production des grains de zymogène, parce qu'elle contient du phosphore. Vigier (157, 158, 159, 160, 161) a fait la même observation de l'émigration

du nucléole dans le cytoplasme dans les cellules des glandes cutanées du Triton et de la glande digestive de l'Ecrevisse; ces corps, emigrés dans le cytoplasme, constituent des formations caractéristiques auxquels il donne le nom de »pyrénosomes«.

Vom Rath (128) a vu que les grains de sécrétion dans les cellules des glandes salivaires d'*Anilocra mediterranea* prennent la même coloration que les nucléoles du noyau; il considère le nucléole comme un produit du métabolisme nucléaire et suppose qu'il passe ensuite dans le protoplasme cellulaire; puis le protoplasme et la substance nucléolaire élaborent ensemble les grains de sécrétion.

Nous trouvons de semblables opinions dans les travaux de Galeotti, Engel, Hammar, Henry et beaucoup d'autres.

Galeotti (50) a observé dans les cellules épithéliales des ventricules latéraux du cerveau et dans les cellules du pancréas la formation de petits grains fuchsinophiles à l'intérieur du noyau et leur passage dans le cytoplasme où ils s'accroissent et forment les grains de sécrétion.

Engel (34) a démontré dans le cytoplasme des cellules épithéliales des plexus choroidei de l'homme, l'existence de grains fuchsinophiles et la présence de formations semblables dans le noyau. Il a de même constaté le passage du nucléole dans le cytoplasme; il le considère comme un plasmosome.

Hammar (59) a étudié les phénomènes sécrétoires des cellules épithéliales de l'épididyme des mammifères: il a constaté dans les noyaux la formation des grains de taille variable qui montrent beaucoup d'affinités avec le nucléole; mais il croit qu'ils proviennent du suc nucléaire. Ces grains passent ensuite dans le cytoplasme où ils se mêlent avec les grains du produit de sécrétion, lesquels peuvent aussi être directement élaborés au sein du cytoplasme.

Henry (69) décrit de la façon suivante les modifications subies pendant la fonction nucléaire dans le même objet de recherches. L'augmentation de volume nucléaire, l'agrandissement et la multiplication des nucléoles plasmatiques et la variation de chromaticité caractérise la sécrétion nucléaire; la période d'excrétion nucléaire se produit ensuite; elle se manifeste par la diminution de volume du noyau, la fragmentation de la chromatine et la formation de quelques plasmosomes qui par la fragmentation du noyau entier deviennent libres et tombent au sein du cytoplasme, où ils constituent les sphérules de sécrétion.

Montgomery (109) a constaté le passage des nucléoles en quantité très considérable dans les glandes unicellulaires de *Piscicola*. Les nucléoles qui se trouvent dans le noyau en nombre très grand passent dans le cytoplasme où ils subissent une dissolution complète. L'auteur n'a pas démontré s'ils présentent un rapport avec les grains de sécrétion.

Ferrata (36) décrit des phénomènes très nets du passage des nucléoles dans le protoplasme dans les cellules épithéliales de l'intestin du Triton. D'après les observations de cet auteur, les nucléoles qui sont composés toujours de deux substances, d'une centrale acidophile et d'une corticale basophile, traversent la membrane nucléaire et passent dans le cytoplasme, où ils donnent naissance aux plasmosomes acidophiles et aux granulations basophiles. Ces deux sortes de formations proviennent de deux substances dont est composé le nucléole.

Toutes ces observations semblent démontrer que les corps figurés qu'on rencontre dans les divers éléments glandulaires sous les noms de plasmosomes, parasomes, pyrénosomes etc. proviennent du nucléole qui a émigré du noyau dans le cytoplasme.

Guieysse (58) exprime une opinion différente sur cette question. Pour lui le parasome ne provient pas directement du nucléole, car il diffère de ce dernier par ses propriétés de coloration. Il croit plutôt que le nucléole émet dans le cytoplasme par exosmose une petite quantité de sa substance qui se gonfle au contact du protoplasme et forme une petite sphérule homogène — le parasome; celui-ci monte ensuite vers la surface cellulaire où il détermine par sa présence une réaction dans le cytoplasme qui se traduit par la formation des vacuoles sécrétrices. Il semble alors agir dans la cellule par sa présence comme un centre trophique: »le noyau envoie ainsi une partie de son énergie dans un point de la cellule où cette énergie ne se fait plus sentir«. Il ne rencontre des parosomes que dans les cellules très allongées des Décapodes, où le noyau est très éloigné de la surface cellulaire. Chez les Isopodes dont les cellules sont énormes, mais possèdent des noyaux placés dans leur centre, le noyau peut exercer une influence sur le protoplasme entier et le parasome n'apparaît pas pendant la fonction sécrétoire de ces éléments. En fait, nous n'avons jamais constaté la présence de ce corps dans les cellules des Isopodes examinés.

Les recherches sur les éléments glandulaires dans lesquels on a constaté le passage de la substance nucléaire propre dans le cyto-

plasme pour y prendre part à la formation du produit de sécrétion, sont plus nombreuses encore.

Regaud (129), Regaud et Policard (131) supposent que la variation de chromaticité nucléaire dans les cellules glandulaires dépend des modifications qualitatives et quantitatives de la chromatine qui sont en rapport avec la participation du noyau à la fonction sécrétoire du protoplasme cellulaire.

Gilson (56) dans son travail sur les glandes séricigènes du Ver à soie admet que le produit de sécrétion qu'il appelle séricigène provient directement du noyau cellulaire.

Holmgren N. (79) décrit dans les cellules glandulaires d'*Apion flaviceps* et *Dacytes niger* le passage des grains chromatiques du noyau dans le cytoplasme en un endroit où la membrane fait défaut; les grains chromatiques forment le produit lui-même ou donnent seulement le matériel nécessaire à la sécrétion protoplasmique.

Carlier décrit et figure dans ses travaux (16, 17, 18) sur le fonctionnement des cellules glandulaires à ferment, les changements que subit le noyau pendant la fonction sécrétrice des cellules en question.

Dans les cellules oxyntiques de l'estomac du Triton (16) ainsi que dans les cellules hépatiques (17, 18) l'auteur a constaté que le noyau joue un rôle important dans la production du prozymogène, par conséquent du matériel qui dans le cytoplasme se transforme en des granules de zymogène. Les phases de la fonction nucléaire se présentent, d'après les recherches expérimentales de cet auteur, de la façon suivante. Le noyau augmente d'abord de volume; les caryosomes deviennent de plus en plus accentués et se pressent contre la membrane nucléaire, ce qui doit faciliter le passage de la chromatine dans le cytoplasme. Le passage des substances nucléaires est suivi de la diminution de volume du noyau et se manifeste aussi par des modifications dans la coloration des masses chromatiques qui montrent plus d'affinité pour les colorants acides. Quand la fonction dure longtemps le noyau se contracte et montre souvent une forme irrégulière, etoilée; il prend alors avec avidité les colorants, surtout les teintures acides. L'auteur affirme aussi que pendant la fonction nucléaire, pendant le passage de la chromatine dans le cytoplasme, une partie des substances albuminoïdes dont la nucléine est composée, est mise en liberté et ces corps représentent la substance nucléolaire qui, comme un »effet matériel« quitte le noyau et passe dans le cytoplasme, où il subit une dissolution complète.

Pendant l'état de réparation nucléaire, la chromatine disparu se régénère aux dépens de matériaux absorbés dans le cytoplasme; l'auteur attribue aussi un certain rôle dans ces processus de reconstruction à la lanthanine, dont la quantité et la coloration changent nettement pendant les divers états de la fonction nucléaire.

Launoy (90, 91, 92) dans ses recherches minutieuses sur la production de venin dans les cellules des glandes venimeuses chez la vipère et le Triton et sur la formation de l'enzyme dans les glandes de l'estomac admet la participation directe du noyau à la sécrétion cytoplasmique. Il divise la fonction nucléaire en quatre phases successives: turgescence du noyau, antéropulsion vers la lumière, modifications dans la chromaticité des grains nucléaires et passage dans le cytoplasme des corps figurés à réaction chromatique ou exosmose de cette substance en dissolution, à la suite de phénomènes de pyrénolyse intranucléaire. Après cette phase nucléaire survient une phase cytoplasmique, pendant laquelle les produits nucléaires — venogène et caryozymogène sont transformés en venin et prozymase.

Mme Phisalix-Picot (120, 121) suppose au noyau un rôle encore plus important pour la formation du produit de sécrétion; elle attribue la formation des grains de prosécrétion au noyau-même, d'où ils sont éliminés ensuite dans le cytoplasme. Elle s'exprime ainsi au sujet de ces phénomènes nucléaires: »Les gros noyaux en travail produisent à leur intérieur des granulations qu'ils expulsent ensuite et qui constituent la partie toxique du venin. Ces granulations restent d'abord groupées et rétenues autour de leur noyau producteur par une membrane protoplasmique très fine et réticulée, formant ainsi une masse volumineuse, un sac à venin; elles n'acquièrent qu'à la longue leurs propriétés biréfringentes et toxiques« (l. c. pag. 134). Elle décrit la formation des grains à l'intérieur du noyou de la façon suivante: ». . . on rencontre de nombreux tubes nucléiniens à paroi violet sombre, à contenu rosé et moniliforme. Ces tubes sont réunis par de fins tractus également colorés comme leur paroi. A l'intérieur, on voit apparaître des granulations roses, réfringentes, régulièrement sphériques. Le plus souvent les granulations contenues dans le réseau nucléaire gagnent le centre du noyau, s'y entassent, de sorte que cette région devient alors uniformément rose . . . Au fur et à mesure que les tubes nucléiniens émettent leurs granulations, le réseau nucléaire devient plus clair. En même temps les portions du réseau nucléaire qui retenaient les granulations prennent les caractères du réseau protoplasmique environnant, se colorant comme

lui en rose par l'éosine. C'est ainsi que meurt le noyau, après s'être réduit en granulations et en un réticulum qui devient indistinct du réseau environnant« (l. c. pag. 48 et 49).

Quant au mécanisme du passage des substances nucléaires ou nucléolaires dans le cytoplasme, il peut se présenter de façons diverses; tantôt par effraction ou perforation de la membrane nucléaire (Ogata, Ver Eecke), tantôt par bourgeonnement (Platner) ou gémmation nucléaire (Laguesse), tantôt par réflexion de la membrane derrière les corps éliminés (Vigier). Launoy (l. c.) suppose que la membrane nucléaire à cause de la turgescence du noyau diminue d'épaisseur et que, dans ces conditions, les corps de consistance colloidale peuvent la traverser sans laisser aucune trace de leur passage. Henneguy (68) admet une certaine perméabilité de la membrane qui, à la façon d'une lame de caoutchouc, peut s'ouvrir momentanément et laisser passer des granulations chromatiques. Holmgren (l. c.) a constaté la disparition de la membrane pendant les phases d'excrétion nucléaire. D'ailleurs il est nécessaire d'admettre que la membrane nucléaire, qui souvent est très peu accentuée ou même semble faire défaut, est tellement mince que le passage des substances du noyau dans le cytoplasme et vice-versa peut avoir lieu très facilement par osmose.

De nombreux auteurs ont constaté aussi des relations beaucoup plus étroites entre le noyau et le cytoplasme; dans ces conditions, tous les échanges matériels peuvent se faire entre ces deux parties de la cellule d'une façon encore plus facile. Korschelt (84), Hoffmann (78), Conklin (23), Mc Murrich (106), Murlin (113), Prenant (124), Guieysse (l. c.) et nous (105) ont décrit dans divers éléments cellulaires des expansions libres que le noyau envoie dans le cytoplasme et qui sans doute ont pour but de faciliter les échanges réciproques entre les substances nucléaire et protoplasmique; d'ailleurs, les masses nucléaires qui pénètrent ainsi dans le cytoplasme peuvent exercer une influence plus grande sur des territoires plus étendus de l'élément cellulaire.

A côté de ces recherches sur le fonctionnement du noyau dans les cellules glandulaires, nous rencontrons dans la littérature une quantité assez considérable d'observations qui permettent de conclure que, dans les cellules les plus diverses, le noyau joue un rôle important dans tous les processus qui s'y produisent.

Bambeke (5) décrit dans les œufs de *Scorpaena scrofa* le passage de la chromatine nucléaire dans le cytoplasme sous la forme bien

nette de larmes, de gouttelletes etc. De même CARNOY et LEBRUN (20) chez les Batraciens, DUMEZ (32) chez *Cytherea chione L.*, WEISSMANN et ISCHIKAWA (162) chez les Daphnides ont observé dans les œufs le passage de la chromatine sous forme de grains dans le cytoplasme »par une véritable expulsion« [DUMEZ (l. c.)]. Les grains expulsés fournissent le matériel nécessaire à la formation du noyau vitellin et du vitellus.

CONTE et VANEY (24) ont constaté chez l'infusoire *Opalina intestinorum*, que la membrane nucléaire disparaît et que les grains chromatiques passent dans le cytoplasme. Là ils conservent leurs propriétés de coloration, puis s'accroissent en volume et prennent une coloration acide et se dissolvent ensuite dans le protoplasme. Les auteurs considèrent ces grains comme des grains de zymogène, pour lequel ils admettent une origine nucléaire. »Le noyau participe directement à la formation des grains de zymogène et des productions ergastoplasmiques et par suite, il a un rôle d'une haute importance dans les phénomènes de digestion aussi bien intracellulaires qu'extra-cellulaires.«

Beaucoup d'auteurs ont observé le rôle important du noyau dans tous les processus formatifs qui ont lieu dans les éléments cellulaires. KLAATSCH (81) décrit une arborisation considérable du noyau dans les cellules éctodermiques chez les Appendicularia *Oikopleura cophocerca*, pendant la formation de la coquille; les noyaux sont tout à fait sphériques dans les conditions ordinaires. »Ich erblicke in den Kernveränderungen den Ausdruck für die außerordentlich hohe und intensive sekretorische Leistung . . .« EYCLESHYMER (35), MOROFF (110) décrivent que la fibrille musculaire et surtout la substance anisotrope (*Q*) des cases musculaires se forment aux dépens de la chromatine nucléaire. MOROFF (l. c.) a observé chez les Copépodes que le noyau tout entier se transforme dans l'édification de la fibre musculaire; la substance chromatique constitue les disques anisotropes. GILMAN (55) a également constaté les changements de la chromaticité et de la structure des noyaux dans les cellules musculaires striées en état de fatigue; il affirme que ces changements atteignent en premier lieu la chromatine nucléaire.

Le rôle formatif du noyau ne se limite pas seulement aux cellules animales; il s'observe aussi dans les cellules végétales. De nombreux auteurs [SCHMITZ (145), STRASBURGER (149), KLEBS (82), CLARK (22), GERASSIMOW (54), HUIE (80), ROSEN (138)] ont constaté la grande importance de cette partie constitutive de la cellule dans le

métabolisme général, dans les fonctions glandulaires, dans tous les processus formatifs p. e. dans la production des membranes, des grains d'amidon etc.

Des modifications de la structure bien évidentes ont été constatées également dans les noyaux des cellules nerveuses [Mann (101), Lugaro (99), Nissl (116), Pergens (119), Pugnat (127), Pick (122) et d'autres] pendant les divers états fonctionnels de la cellule.

Toutes ces observations prouvent que le rôle du noyau ne se limite pas à la période de division, mais qu'il existe encore pendant toute la vie cellulaire et exerce une action très importante sur tous les processus qui ont lieu dans le cytoplasme. Il est vrai que dans beaucoup d'objets de recherches la fonction nucléaire n'est pas nettement évidente, mais les recherches faites sur des objets favorables permettent d'affirmer son existence. Cette fonction du noyau est très multiple comme le démontrent p. e. les recherches expérimentales de Hofer (77); tous les processus qu'on a rapporté auparavant au protoplasme seulement, sont toujours accompagnés de phénomènes nucléaires plus ou moins visibles. Le noyau doit donc être considéré comme un organe cellulaire qui prend part et dirige peut-être tous les processus vitaux, qui est actif pendant toutes les phases de la vie de l'élément cellulaire. Chaque fonction du protoplasme, qu'elle soit une fonction glandulaire, absorbante, formative, excrétrice etc. est accompagnée de la fonction correspondante du noyau. Sur quoi répose cette fonction nucléaire? Nous trouvons une réponse tout à fait juste dans le mémoire déjà ancien de Verworn (156); il s'exprime sur cette fonction dans les termes suivantes: »Auf den Stoffwechselbeziehungen zwischen Kern, Protoplasma und Außenwelt beruht der normale Lebensvorgang jeder Zelle. Die physiologische Bedeutung des Zellkerns liegt allein in seinen Stoffwechselbeziehungen zum übrigen Zellkörper. Nur durch seine Stoffwechselbeziehungen besitzt er einen Einfluß auf die Functionen der Zelle, greift er in die Lebenserscheinungen der Zelle ein.« —

V. Structure générale du noyau; interprétation des images observées.

Après cette courte revue bibliographique, ne contenant d'ailleurs que les faits les plus voisins de ceux que nous avons observés et dans laquelle nous avons présenté les observations et les opinions de divers auteurs sur les processus fonctionnels du noyau — nous pouvons envisager la question de savoir quelle interprétation il faut

donner aux images nucléaires observées sur les préparations des tubes entériques des Isopodes. Toutes ces modifications structurales sont l'expression des modifications qui ont lieu dans le noyau pendant sa fonction sécrétrice et excrétoire. Les changements considérables de la chromaticité nucléaire et de la structure morphologique du noyau, les images qui indiquent le passage de la substance nucléaire dans le cytoplasme, où elle prend part à l'élaboration du produit de sécrétion — tout cela fait admettre que les images observées répondent réellement à divers états de la fonction nucléaire, fonction qui dans certaines circonstances peut être poussée jusqu'à ce point que le noyau débarassé de toute sa chromatine dégénère, et avec lui dégénère la cellule elle-même; c'est pourquoi on rencontre des noyaux de structure semblable dans les éléments dégénérés détachés de la membrane basilaire dans la lumière des tubes entériques.

Comment se présentent ces processus fonctionnels du noyau, dans quel ordre se suivent ces divers stades, comment peut-on les rassembler en un cycle évolutif? — c'est ce que nous essayerons de démontrer dans la suite de notre travail.

Si nous examinons plus attentivement les figures des noyaux représentés dans les planches XXIV—XXVII, ce qui nous frappe surtout c'est que toutes les modifications intranucléaires atteignent en premier lieu la substance chromatique caractéristique de chaque élément nucléaire. C'est un fait très favorable pour les recherches aussi minutieuses, que ces changements se manifestent sur les préparations d'une façon si précise, qu'on peut les voir même sous un faible grossissement grâce au grand volume des noyaux examinés. On peut très bien observer sur toutes ces figures que premièrement les relations réciproques des deux substances constitutives du noyau — chromatine et linine, et deuxièmement le mode de répartition de ces substances dans l'intérieur du noyau subissent des modifications morphologiques.

Avant de nous occuper des transformations structurales des noyaux examinés il nous semble nécessaire, de présenter en quelques mots la structure générale du noyau cellulaire.

Le noyau est considéré comme un corps spécial situé d'ordinaire dans le milieu de la cellule, entouré par le cytoplasme dont il diffère par sa structure et ses propriétés. La structure du noyau dépend jusqu'à un certain dégré de la répartition dans son intérieur d'une substance connue sous le nom de chromatine nucléaire ou nucléine, dont la caractéristique la plus importante est sa coloration spécifique par tous les colorants basiques, appelés pour cette raison nucléaires.

La coloration spécifique de cette substance dépend de l'affinité chimique des colorants basiques pour l'acide nucléique qui est le constituant principal de la nucléine. Celle-ci doit être considérée comme une combinaison d'acide nucléique avec une matière albuminoïde, p. e. protamine, histone ou globuline; chimiquement on doit la classer parmi les nucléo-proteïdes. Les recherches minutieuses faites sur le chimisme de l'acide nucléique ont démontré qu'il contient du phosphore en quantité assez grande, jusqu'à 9%. La coloration basique de nucléine (chromatine) dépend en premier lieu de la présence dans celle-ci d'acide nucléique; les nucléines (chromatines) qui contiennent une grande quantité d'acide nucléique prennent avidemment les colorants basiques, celles qui sont moins riches en ce corps présentent une coloration basique plus faible ou même se colorent seulement par les teintures acides. Cette propriété de la chromatine de se combiner avec les colorants basiques peut être démontrée avec des noyaux colorés par le vert de méthyle; ce fait est prouvé par les recherches de Kossel (87), Lilienfeld (95), Zacharias (165), Mann (101) et d'autres. Malfatti (100) a même constaté que les nucléines qui contiennent le plus de phosphore prennent une coloration vert-pure par le mélange de vert de méthyle et de fuchsine acide; celles qui sont plus pauvres en phosphore montrent une coloration bleu-violette; enfin celles qui n'en contiennent que très peu se colorent seulement en rouge, avec le colorant acide. Cette propriété de la chromatine présente une grande importance pour toutes les recherches faites sur la structure et la constitution du noyau, car la coloration seule avec le colorant basique permet de désigner tous les changements qui pourraient avoir lieu dans la substance chromatique.

La chromatine apparaît dans le noyau sous des formes bien différentes, tantôt sous la forme de grains de volume variable, tantôt de grumeaux ou de blocs à contours le plus souvent irréguliers, homogènes ou composés de particules beaucoup plus petites, tantôt sous la forme de réticulum irrégulier. La répartition de ces masses chromatiques change d'un noyau à l'autre; il en résulte divers types nucléaires.

Outre la chromatine, nous voyons ordinairement dans le noyau une autre substance qui diffère de la première par ses propriétés physiques et chimiques. Cette deuxième substance peut être mise en évidence de façon assez facile par la coloration du noyau avec deux colorants, l'un basique et l'autre acide; la substance en question

prend le colorant acide et se distingue bien de la chromatine colorée basiquement. La forme sous laquelle cette substance apparaît le plus souvent dans le corps nucléaire est celle d'un réticulum formé de minces fibrilles qui s'entrecroisent et s'unissent en tous sens. La substance qui constitue ces filaments est assez rigide et résistante; elle est appelée par les auteurs: »linine« ou »plastine nucléaire«. Les uns la considèrent comme une matière spéciale qui se trouve seulement dans le noyau; les autres lui attribuent les caractères de la substance qui forme le protoplasme cellulaire et pénètre dans l'intérieur du noyau pour y constituer une sorte de charpente pour la substance chromatique.

Quant aux relations qui existent entre ces deux substances nucléaires il semble qu'elles sont seulement de nature physique; la chromatine se répartit sur le réticulum lininien de façon variable. Les grains ou grumeaux chromatiques occupent les points nodaux où s'entrecroisent les filaments, ou bien la chromatine entoure en couche plus ou moins épaisse les fibrilles lininiennes comme le sucre candi enveloppe une ficelle. C'est pourquoi cette substance de soutien présente souvent une réaction basophile et non acidophile. La forme du réticulum lininien et l'imprégnation plus ou moins abondante de celui-ci par la chromatine déterminent les aspects que présentent les noyaux entiers.

Outre ces deux substances principales qu'on voit assez facilement dans chaque noyau, il faut en mentionner encore d'autres, qui se distinguent plus ou moins bien par leurs réactions de coloration. Le nucléole apparaît nettement à l'intérieur du noyau; c'est un corps spécial de volume assez considérable, sans structure fixe, qui est formé d'une substance particulière, chimiquement différente des deux premières, et qu'on appelle la »pyrénine«. La coloration du nucléole, qui varie dans les divers états du noyau, les changements de la structure qu'il subit, permettent de supposer que le nucléole est un organe qui joue un rôle inconnu, mais important dans le métabolisme nucléaire.

A côté du nucléole qui est situé librement dans l'intérieur du noyau, on distingue encore le suc nucléaire, sur la structure et la composition duquel les auteurs ne sont pas d'accord. Les uns le considèrent comme un liquide albuminoïde qui remplit les mailles du réticulum lininien et qui sur les préparations fixées, présente le plus souvent une structure finement granuleuse; les autres supposent qu'il possède une structure propre et se compose de petits corpuscules

pâles, sphériques qui montrent une affinité très faible vis-à-vis des colorants. Reinke (133, 134, 135, 136) a le premier décrit et figuré ces granules du suc nucléaire et leur a donné le nom d'»œdématine«, c'est à dire de substance qui se caractérise par la propriété de se gonfler facilement.

On peut encore différencier dans le corps nucléaire avec des méthodes de fixation et de coloration spéciales, un constituant sur lequel M. Heidenhain (61, 62, 63) a attiré notre attention. Dans ses recherches sur la constitution du noyau il s'est servi de la triple coloration par le mélange d'Ehrlich-Biondi et a constaté la présence dans les mailles et sur les filaments du réticulum lininien d'une substance granuleuse qui prend toujours les colorants acides, qui devient p. e. rouge après l'action du mélange triacide. Il a donné à cette substance le nom de »lanthanine« parce qu'elle reste sur les préparations des noyaux traitées par les autres méthodes de coloration presque toujours invisible. Ces granules acides se trouvent mêlés avec les grains basophiles de la chromatine; c'est pourquoi Heidenhain (l. c.) l'appelle aussi »oxychromatine«.

Enfin autour du corps nucléaire on voit très souvent une membrane mince et délicate qui n'est pas d'ailleurs admise par tous les auteurs. — Telle est la description de la structure générale du noyau et des propriétés de ses parties constitutives, que l'on trouve d'ordinaire dans les œuvres classiques d'Histologie.

Cependant la structure du noyau, et surtout les propriétés de ses parties constitutives restent toujours l'objet d'opinions controversées. Tous ceux qui se sont occupés de recherches sur le noyau ont fait la même faute, c'est à savoir, qu'ils attribuent aux noyaux de toutes les cellules la même structure morphologique. Flemming p. e. considère la structure nucléaire comme filamenteuse, Altmann et ses élèves comme granuleuse, Leydig et Heitzmann comme réticulaire, enfin Bütschli et son école la considèrent comme vacuolaire, alvéolaire ou spumeuse. Nous voyons donc que les opinions des auteurs sur la structure nucléaire sont assez contradictoires et que ces quatre doctrines n'interprètent pas suffisamment les diverses images de la structure du noyau. Ces quatre doctrines ont été fondées après de longues et profondes recherches, à la suite desquelles les auteurs ont surtout dirigé leur attention sur la substance chromatique et sur son mode de répartition à l'intérieur du noyau, ainsi que sur les relations de celle-ci avec la substance de soutien, la linine, imprégnée par la chromatine. Chacune de ces théories s'appuie sur

des bases réelles; dans les divers éléments cellulaires examinés tantôt à l'état vivant tantôt après fixation et coloration, on a constaté plusieurs fois l'une ou l'autre structure nucléaire. C'est pourquoi on a voulu construire un schéma de la structure nucléaire qui correspondrait aux doctrines citées plus haut, schéma d'après lequel les noyaux de n'importe quel élément cellulaire seraient structurés.

C'est seulement de nombreuses recherches sur des noyaux étudiés dans des éléments divers et dans leurs différents états qui ont permis d'approfondir la question de la structure nucléaire. Elles ont démontré avec certitude que chacune des structures considérée comme structure-type par un certain nombre d'auteurs est une structure transitoire, passagère et présente des modifications plus ou moins évidentes suivant les diverses phases vitales de l'élément cellulaire examiné. Ces changements peuvent être tellement expressifs que les noyaux d'une même espèce cellulaire sont tout à fait dissemblables quant à leur structure. Les recherches que nous avons entreprises sur les cellules des tubes entériques des Isopodes démontrent avec évidence que les noyaux ne présentent pas une structure monomorphe, qui resterait toujours identique à elle-même, mais que cette structure se modifie d'un noyau à l'autre.

Un court examen, même superficiel, des figures des planches XXIV—XXVII peut persuader que ces changements de la structure nucléaire sont vraiment très caractéristiques et très nets, que les noyaux représentés répondent à presque tous les schémas de la structure nucléaire, quoiqu'ils appartiennent à des éléments de même type, de même origine, de même fonction; ce sont seulement les phases de cette fonction cellulaire qui provoquent les modifications de la structure du noyau. Nous avons disposé les figures qui accompagnent notre travail de telle sorte qu'on puisse observer facilement le passage et la transformation d'une structure dans l'autre; cela ne diminue à aucun dégré les grandes différences qui séparent les images isolées.

Les idées qui nous ont dirigé pendant nos recherches étaient les suivantes. Toutes les expériences faites sur le noyau et sa fonction ont démontré de façon tout à fait certaine que le noyau est un organe cellulaire qui vit en symbiose avec le protoplasme. Comme conséquence de ces recherches, il faut accepter l'opinion que les deux parties constitutives de cet organisme symbiotique remplissent concurremment les diverses fonctions vitales, se complètent dans ces fonctions et contribuent l'un et l'autre à former certains produits utiles à cette vie commune. Nous voyons se jouer dans le cytoplasme

les processus qui s'accompagnent de certaines modifications de structure; il faut chercher des modifications parallèles dans le noyau, car les progrès actuels de la cytologie permettent de démontrer que les fonctions du noyau ne se limitent pas seulement à la période de division cellulaire.

Le protoplasme cellulaire dont le volume est d'ordinaire beaucoup plus considérable que celui du noyau, entoure ce dernier de tous les côtés et reste en relation plus étroite avec tous les éléments environnants, autres cellules et substances intercellulaires, vaisseaux sanguins, etc., c'est pourquoi toutes les matières nécessaires au fonctionnement de la cellule passent directement dans le protoplasme, où elles sont resorbées, et toutes les sécrétions et excrétions provenant du métabolisme cellulaire sont éliminées au dehors; ces deux processus d'absorption et d'élimination, en un mot d'échange matériel entre le protoplasme et l'extérieur peuvent être observés assez facilement dans le cytoplasme. Les relations du noyau avec l'extérieur sont bien différentes; le noyau entouré par le cytoplasme trouve dans ce dernier la source unique des substances nécessaires pour sa propre vie; c'est pourquoi les phénomènes qui accompagnent cet échange substantiel entre le noyau et le cytoplasme ne peuvent être aussi facilement visibles que dans le premier cas. Il faut encore supposer que le noyau reçoit les matières qui lui sont nécessaires déjà préparées jusqu'à un certain dégré par le protoplasme cellulaire; c'est aussi une raison pour que les transformations qui ont lieu à l'intérieur du noyau ne sont pas nettement accentuées et ne se manifestent pas de façon évidente. Les processus qui se produisent dans les substances nucléaires sont très probablement plus ralentis que ceux qui se réalisent dans les substances protoplasmiques; aussi les modifications de structure que subit le noyau ne sont-elles pas toujours évidentes; c'est seulement quand la fonction du noyau est exaltée, ils se manifestent plus expressivement.

Il n'y a aucun doute que des changements morphologiques peuvent avoir lieu dans le corps nucléaire; la chromatine, en tant que corps chimique qui possède à un haut dégré les propriétés énergétiques des substances albuminoïdes, doit se trouver en état de transformation continuelle de ses molecules, d'autant plus que, comme plusieurs auteurs l'ont démontré, la quantité de chromatine diminue à cause de son élimination dans le cytoplasme où elle prend part aux diverses fonctions sécrétoires. Elle doit donc se régénérer continuellement et cette régénération peut se manifester par des chan-

gements de la structure nucléaire. Les auteurs supposent aussi que le nucléole et le suc nucléaire jouent un rôle important dans le métabolisme du noyau; il faut donc admettre que leur fonction est aussi accompagnée de certains changements morphologiques. En un mot, d'après de nombreuses observations, il faut accepter que dans les éléments glandulaires où la fonction sécrétrice et excrétrice du noyau est plus accentuée, les processus en question se manifesteront par des changements morphologiques de la structure nucléaire.

Les cellules des tubes entériques accomplissent en premier lieu une fonction digestive, sécrètent des enzymes, des ferments qui sont nécessaires à la digestion. Dans de tels éléments glandulaires, comme l'ont démontré de nombreux auteurs, les noyaux jouent un rôle important dans la formation du produit de sécrétion parce qu'ils fournissent le matériel nécessaire à la sécrétion cytoplasmique.

Les processus qui se réalisent dans notre objet de recherches se présentent, à notre avis, de la façon suivante: le noyau expulse une partie de sa chromatine dans le cytoplasme, où elle se transforme après avoir subi certains changements en grains de sécrétion. La diminution de la masse de chromatine à l'intérieur du noyau est comblée par la régénération, grâce à laquelle l'equilibre entre l'élimination et la régénération est conservé; — de tels noyaux ne présentent pas de modifications nettes de structure. Mais quand la fonction s'exalte, les processus d'élimination peuvent se répéter plusieurs fois et le noyau peut même perdre la plus grande partie ou même toute sa chromatine. Il existe donc très probablement dans ces cas une disproportion entre l'élimination et la régénération de la chromatine; les processus régénératifs ne suffisent pas pour la complèter jusqu'à la quantité normale, l'equilibre chromatique dans le noyau est rompu. La structure nucléaire doit alors présenter des transformations facilement appréciables, car il ne reste dans le noyau que les autres substances constitutives. Un tel noyau complètement épuisé, qui a perdu toute sa chromatine, peut subir la dégénération ou régénérer de nouveau la quantité normale de chromatine et passer par toutes les phases de sa fonction sécrétrice et excrétrice. Que le noyau complètement épuisé soit capable de fonctionner encore, ce fait est démontré par des images observées au cours de nos recherches. Nous avons rencontré quelquefois des noyaux vacuolaires dans lesquels la plupart des alvéoles montrent leurs parois colorées par les teintures acides; celles qui se trouvent dans la partie basale du noyau prennent seules plus avidemment les colorants basiques: les parois

vacuolaires et la substance qui remplit les vacuoles sont alors basophiles. Nous avons aussi observé que les noyaux en question sont entourés par un cytoplasme dont la partie comprise entre le noyau et la base cellulaire est plus dense et présente une coloration plutôt basophile. Il faut donc supposer que cet endroit représente le passage des matières nécessaires pour la régénération de la chromatine intranucléaire. Cette partie du cytoplasme montre aussi une structure plus compliquée; nous y voyons ordinairement des sortes de bâtonnets ou de minces fibrilles cytoplasmiques qui facilitent sans doute le passage des substances nécessaires pour le corps cellulaire et le noyau. Quand cette partie du cytoplasme est normale, la régénération de la chromatine, même dans le noyau complètement épuisé peut avoir lieu. C'est seulement quand le cytoplasme basal change de structure que le noyau dégénère complètement. La partie basale de la cellule semble donc jouer un rôle très important pour le métabolisme et le fonctionnement normal d'élément cellulaire.

Il faut d'ailleurs supposer que ce stade d'épuisement complet du noyau n'est pas un phénomène fréquent et normal, car on n'observe seulement qu'une quantité assez restreinte de noyaux qui parviennent à cet état; dans la plupart des noyaux, il existe un rapport entre l'élimination et la régénération de la chromatine: aussi les changements de structure-type ne sont pas très evidents. Les noyaux seuls qui se trouvent peut-être dans des conditions moins favorables, poussent leur fonction éliminatrice jusqu'à la dernière limite et subissent alors une dégénérescence qui peut très bien être appelée »dégénération d'épuisement« ou »dégénération nucléaire excrétrice«.

Il faut encore répondre à la question de savoir, pourquoi tous les noyaux ne montrent pas des modifications évidentes de leur structure granuleuse typique? Il nous semble que la réponse n'est pas difficile. La fonction sécrétrice et excrétrice du noyau n'a pas lieu dans tous les noyaux avec la même intensité, c'est pourquoi les changements structuraux ne se manifestent pas de façon nettement visible. Car les transformations morphologiques dépendent en premier lieu de l'intensité de la fonction: certains noyaux ne montrent que des changements de chromaticité; d'autres présentent des modifications déjà bien accentuées; les derniers enfin épuisés par une fonction prolongée et répétée plusieurs fois ont subi des changements de structure très profonds.

Après cette introduction, nous voulons maintenant chercher à donner une interprétation des images que nous avons observées et à faire la lumière sur les modifications de la structure nucléaire qui se produisent pendant les processus sécrétoires dans les éléments glandulaires examinés.

La structure nucléaire qu'on rencontre le plus souvent dans les cellules glandulaires des tubes entériques est granuleuse. Nous croyons, que cette structure, comme nous l'avons déjà mentionné plus haut, est typique pour les noyaux de ces organes. Le corps nucléaire est rempli entièrement de grains de volume variable; certains noyaux contiennent des grains très petits, qui ont plutôt l'air d'une fine poussière chromatique (fig. 2); les autres renferment des grains qui ont augmenté plus ou moins leur volume (figg. 3, 4, 5). La taille des grains varie souvent dans le même noyau, les petits sont mélangés avec les plus gros (figg. 2, 5). Enfin on rencontre des noyaux granuleux remplis de grains de volume très considérable (figg. 6, 7). Le volume des grains et leur répartition causent des modifications dans l'aspect général des noyaux granuleux.

La forme des grains souvent irrégulière, leur volume très variable et inégal dans le même noyau, leur surface souvent comme hérissée laissent supposer que les petits grains proviennent des plus gros par fragmentation, et que d'autre part les grains volumineux se forment par l'accroissement ou la réunion de plusieurs grains plus petits. C'est seulement de cette façon qu'il est possible d'interpréter ces diverses dimensions des grains chromatiques. L'augmentation de la taille des grains peut se faire de façon diverse; ou par l'accolement de quelques grains voisins de volume plus petit ou par l'apposition à un grain donné de nouvelles particules de substance chromatiques, ou enfin par un accroissement interne, par une sorte de gonflement. Les deux premiers modes sont d'après notre avis les plus fréquents, comme semble le témoigner l'aspect des grains dont la surface paraît hérissée de petits prolongements mousseux ou globuleux. Nous avons aussi rencontré des images des noyaux dans lesquels on aperçoit des conglomérats plus volumineux composés de granules petits de forme irrégulière, pressés les uns contre les autres, tandis que les grains voisins beaucoup plus gros montrent une forme régulière et une structure homogène. L'augmentation de volume des grains est suivie ordinairement de l'accroissement de leur coloration à cause de la plus grande quantité de chromatine qui s'y trouve contenue. D'autre part, il faut aussi admettre la supposition que les grains chromatiques

peuvent subir aussi un processus inverse, c'est à dire que les grains de taille volumineuse peuvent diminuer de dimensions, tantôt par une sorte de gemmation ou de bourgeonnement, tantôt par fragmentation; ce fait est prouvé par les images qui nous montrent des grains de taille très variable. Altmann (2), Metzner (107), Korschelt (85, 86), Rohde (137) et d'autres admettent la même opinion sur les modifications de volume des granulations intranucléaires.

Les noyaux de structure granuleuse ne montrent le plus souvent aucune trace d'autres substances nucléaires; le corps nucléaire semble être constitué seulement de grains, formés de substance chromatique; ce fait est démontré suffisamment par les propriétés de coloration élective avec tous les colorants basiques. Le dégré de coloration des grains chromatiques change souvent non seulement dans les divers noyaux, mais aussi dans le même, phénomène qui reste naturellement en relation avec des processus de nature très probablement chimique [Mayer (l. c.), Malfatti (l. c.)] qui se passent dans la substance chromatique même. Et puisque la coloration basique de la chromatine (nucléine) dépend de la présence dans celle-ci d'acide nucléique, comme l'ont démontré beaucoup d'auteurs, il faut supposer que les modifications dans la basophilie des grains chromatiques sont dues aux modifications dans la quantité d'acide nucléique de la nucléine. Ces changements dans la quantité de l'acide nucléique peuvent être très profonds; ce fait est démontré par les images des noyaux, où (figg. 8, 9, 10) les grains prennent seulement la coloration acide. Pour interpréter ces images, il est nécessaire de supposer: 1°. que la chromatine (nucléine) a complètement modifié ses propriétés chimiques, ou 2°. que les grains colorés par les teintures acides ne sont plus constitués par de la chromatine, mais par une autre substance qui servirait seulement de base, de soutien pour la substance chromatique. Cette dernière supposition nous semble la plus justifiée et de nombreuses images prouvent aussi qu'en réalité chaque grain chromatique est constitué de deux substances, la linine ou plastine nucléaire comme substance fondamentale, et la nucléine qui imprègne la première. Nous traiterons ultérieurement et plus longuement cette question.

La structure granuleuse typique, avec grains fortement colorés par les couleurs basiques, semble caractériser les noyaux qui se trouvent au repos, car les cellules qui les possèdent ne montrent ordinairement aucune trace de fonction sécrétoire; leur protoplasme est dense et ne contient pas de vacuoles sécrétrices.

Les noyaux de structure granuleuse se caractérisent par cette propriété que les grains chromatiques remplissent plus ou moins complètement la cavité nucléaire; un ou deux nucléoles seulement se rencontrent comme des corps libres parmi les grains. Entre les grains on ne peut distinguer que très difficilement une substance amorphe qu'on pourrait considérer comme une substance fondamentale, cimentante pour les grains chromatiques. Cette substance représente sans doute le suc nucléaire des auteurs. Nous n'avons pu découvrir la seconde substance nucléaire, c'est à dire la linine, qui d'après les doctrines sur la structure du noyau, doit se trouver dans chaque élément comme un corps figuré. Une seule supposition est possible: elle doit être marquée par la substance chromatique qui imprègne les grains formés de cette substance.

L'examen plus attentif des grains chromatiques dans les noyaux qui sont tantôt granuleux, tantôt réticulaires, démontre l'existence de différences non seulement dans leur taille et leur coloration, mais aussi dans leur structure interne. Nous avons déjà offert à cette question une description étendue dans le chapitre II. de notre mémoire; nous voulons seulement rappeler ici que les grains chromatiques ne représentent pas toujours des corps pleins, opaques, uniformément colorés, mais donnent très souvent des images très nettes des vacuoles chromatiques, dont l'intérieur est clair et se trouve délimité à l'extérieur par une paroi fortement colorée. Ces grains vacuolisés peuvent être disséminés sans ordre dans le noyau et plongés dans une substance amorphe (fig. 29) ou réunis par de minces filaments de linine, de façon telle que les grains semblent former les points nodaux d'un réticulum éffacé (fig. 18). Plus interéssantes encore sont les images des noyaux (figg. 27, 28) dans lesquels les grains vacuolisés se réunissent et forment tantôt de courts tubes composés de vacuoles, tantôt un réticulum grossier constitué de tubes vacuolisés et entrecroisés. La structure de ces derniers types nucléaires est assez curieuse: on y voit des tubes d'épaisseur assez considérable clairs à l'intérieur, délimités par une mince couche de substance chromatique. Ces tubes ont une longueur variable, s'entrecroisent souvent les uns avec les autres et montrent nettement qu'ils sont formés de vacuoles chromatiques sphériques ou allongées, rangées les unes derrière les autres, avec limites entre les vacuoles très nettes. A la paroi chromatique des tubes ou vacuoles s'attachent très souvent de minces fibrilles colorées par les teintures basiques, formées de substance lininienne imprégnée de chromatine, qui les

réunissent les unes avec les autres. On peut observer souvent que l'épaisseur des tubes chromatiques vacuolisés diminue en un certain point; le tube semble alors devenir un filament coloré d'abord basiquement, puis quand son épaisseur a encore plus diminué, il se colore par les couleurs acides. De telles images sont interéssantes pour ce motif, car elles prouvent premièrement que les grains et filaments chromatiques subissent la vacuolisation, deuxièmement que ce phénomène dépend de certains processus qui ont lieu dans la substance qui forme les grains et les filaments, c'est à dire la linine.

Quelle signification faut-il attribuer à ces grains et tubes chromatiques vacuolisés? Nous trouvons dans l'œuvre de CARNOY (19) des images qui ressemblent aux nôtres. D'après lui, les images de vacuoles chromatiques répondent aux coupes transversales des tubes nucléiniens qui sont composés d'une mince paroi de plastine, à l'intérieur de laquelle se trouve la chromatine qui d'ordinaire ne forme qu'une mince couche à la surface interne de la paroi plastinienne; le milieu du tube est clair et rempli d'une substance amorphe, qu'il considère comme du caryoplasme. De même, EISMOND (33) décrit dans les noyaux des blastomères chez *l'axolotle* des chromosomes tantôt tout à fait compactes, tantôt composés de grains, tantôt sous la forme de tubes vides et délimités à l'extérieur par une mince couche de substance chromatique. D'après ces images, il suppose que les chromosomes présentent une structure alvéolaire; le chromosome est composé de petites vacuoles claires, séparées les unes des autres par des parois fortement colorées par les colorants basiques. L'auteur attribue cette structure à l'imbibition de la substance fondamentale du chromosome par le suc nucléaire. Il accepte d'ailleurs l'opinion de CARNOY, que la chromatine se compose d'un »stroma achromatique ou plutôt luinien qui renferme seulement la chromatine comme substance imprégnante«. KRISTINE BONNEVIE (9) soutient aussi une opinion semblable quant à la structure du chromosome, quant à la faculté de gonflement et de vacuolisation de la substance chromatique, à la suite de ses recherches sur la réconstitution des noyaux-filles.

D'après les opinions présentées plus haut, il faut admettre que le grain chromatique ou le chromosome sont composés de linine qui en occupe le centre et de chromatine qui en forme la couche superficielle. L'examen des grains chromatiques que nous voyons dans les noyaux représentés dans les figures 1—7 démontre que l'imprégnation des grains lininiens par la chromatine se fait d'ordinaire d'une façon

tout à fait uniforme et que la linine est complètement recouverte de chromatine. Pendant certains états fonctionnels du noyau, la chromatine disparaît et découvre distinctement les grains de linine qu'elle imprègne. La vacuolisation des grains ou tubes chromatiques dépend alors de certains processus qui ont lieu dans la linine.

D'après les images des noyaux représentés dans les figures 27 et 28 de la planche XXV, il nous semble pouvoir conclure que la vacuolisation des grains et des tubes chromatiques, en un mot que la liquéfaction (colliquation) de la linine qui forme le substratum de la chromatine, a pour but de mettre en liberté une certaine quantité de chromatine qui passe ensuite dans le suc nucléaire, où on peut facilement en constater l'existence à cause de la coloration basique de ce dernier. Quand la quantité de la substance chromatique ainsi mise en liberté est considérable, elle s'amoncelle sous la forme d'une masse granuleuse dans certains endroits du noyau; on voit p. e. dans la figure 28 un amas chromatique en forme de croissant, pressé contre la membrane dans la partie du noyau dirigée vers la lumière du canal sécréteur. Il faut considérer ce phénomène comme une sécrétion nucléaire.

Nous avons constaté plusieurs fois dans les noyaux à structure granuleuse et réticulaire, auprès des grains ou grumeaux chromatiques, la présence d'une autre substance granuleuse; celle-ci constitue le milieu où sont plongés les grains chromatiques, ou bien remplit les mailles du réticulum et se caractérise toujours par une réaction colorante nettement acidophile, p. e. rouge après coloration par l'éosine (voir les figg. 12, 13, 19 de la planche XXIV et XXV); cette coloration la différencie de la chromatine. La substance en question apparaît dans les noyaux sous deux formes: tantôt sous celle d'une masse finement granuleuse (fig. 12, 13), tantôt sous celle de grains bien marqués beaucoup plus petits que les grains chromatiques (fig. 19). Il serait bien interéssant de savoir quelle signification il faut attribuer à cette substance acidophile; représente-t-elle »l'oxychromatine« de M. HEIDENHAIN ou une autre substance nucléaire? La coloration spécifique de cette substance par les colorants acides et la taille très petite des grains qui la constituent, semblent permettre de l'identifier avec l'oxychromatine. Et vraiment les figures 12, 19 ressemblent jusqu'à un certain dégré à celles que donne HEIDENHAIN dans ses travaux (61, 63). Le noyau tout entier est rempli de grains des deux espèces quant au volume et à la coloration. Les petits grains qui ont souvent l'air d'une substance finement granuleuse, prennent

le colorant acide et entourent de tous côtés les autres grains beaucoup plus volumineux et de forme variable qui se colorent par les teintures basiques. Mais la solution de cette question n'est pas facile, d'autant plus que HEIDENHAIN (l. c.) affirme que l'oxychromatine ne peut être démontrée dans le noyau que par le triacide d'EHRLICH-BIONDI. Dans ce mélange de colorants basique et acide l'oxychromatine (lanthanine) se colore en rouge par la fuchsine ou la Rubin S. Les autres méthodes de coloration ne donnent pas, d'après cet auteur, l'image de l'oxychromatine pure, mais la colorent ainsi que le suc nucléaire tout à fait uniformément. Cependant la coloration des préparations des tubes entériques par le triacide ne nous a pas donné des résultats satisfaisants pour mettre cette substance en évidence, tandis que la basichromatine était colorée très distinctement. C'est pourquoi l'oxychromatine fait défaut dans nos préparations. Il est d'ailleurs très possible que la substance qu' HEIDENHAIN appelle oxychromatine et qu'il considère comme une substance spéciale qui serait en relations étroites avec la basichromatine, représente le suc nucléaire, dans lequel se trouvent dissoutes certaines substances albuminoïdes, qui précipitées par le sublimé, — dont il fait usage — prennent la forme de grains colorables par la fuchsine du triacide. Il est inutile de chercher des méthodes spéciales de fixation et de coloration pour démontrer la basichromatine dans le noyau; de même cette deuxième substance — oxychromatique — devrait pouvoir être démontrée par n'importe quelle autre méthode de fixation et de coloration. C'est pourquoi beaucoup d'auteurs n'acceptent pas la manière de voir d'HEIDENHAIN sur la spécifité de l'oxychromatine. TELLYESNICZKY (151) nie l'existence de l'oxychromatine; il la considère comme un produit de coagulation des substances albuminoïdes dissoutes dans le suc nucléaire.

HEIDENHAIN (63) suppose que les grains d'oxychromatine sont très probablement identiques avec les grains d'«oedématine» de REINKE, qui l'a démontré et décrit (135, 136) dans les noyaux traités par le lysol. L'œdématine se présente sous la forme de petits corpuscules pâles plongés dans le suc nucléaire; ils apparaissent très distinctement dans les noyaux traités par le lysol à cause de la dissolution de la chromatine dans ce liquide.

D'après REINKE (l. c.), le noyau cellulaire serait constitué de linine qui forme un réticulum dans lequel se trouvent la chromatine et l'oedématine. Les opinions de REINKE peuvent être interprétées aussi d'une autre façon. Il affirme que le lysol dissout la chroma-

tine nucléaire et par suite découvre les corpuscules marqués par cette substance. Comme nous l'avons mentionné plus haut et comme l'acceptent aussi de nombreux auteurs [p. e. Metzner (l. c.)] chaque grain chromatique représente un grain lininien imprégné par la substance chromatique; il est donc très possible que les grains d'oedématine de Reinke ne sont autre chose que les grains de linine ou de plastine nucléaire. Et comme M. Heidenhain identifie son oxychromatine avec l'oedématine, nous pouvons considérer les grains d'oxychromatine comme des grains lininiens qui, débarassés de la chromatine, prennent seulement les colorants acides. Nous pouvons interpréter seulement dans ce sens les images que nous avons observées pendant nos recherches. Regardons plus soigneusement les figures 8, 9, 10 de la planche XXIV, où nous voyons deux sortes de grains qui possèdent la même taille et diffèrent seulement par leurs propriétés de coloration: les uns montrent une basophilie évidente, d'autres se colorent seulement par les teintures acides. Les grains basophiles représentent certainement des grains chromatiques, mais quelle signification faut-il attribuer aux grains acidophiles? Deux réponses seulement sont possibles: ou bien les grains acides sont les grains chromatiques qui ont modifié leurs propriétés chimiques, ce qui se manifeste par des changements de coloration, ou bien ils représentent des grains de linine qui ont perdu la chromatine qui les a imprégnés. Les images des noyaux dessinés dans les figures 14, 26 prouvent que la seconde supposition est la plus juste. La figure 14 montre un noyau granuleux dans lequel nous voyons des grains de volume variable colorés par les teintures acides, sur lesquels sont situés d'autres grains basophiles; les premiers semblent constituer un fond de substance acidophile. Il est nécessaire d'admettre que les grains qu'on observe sont des grains de linine, dont les uns sont débarassés déjà complètement de la chromatine et dont les autres la contiennent encore, comme ce prouve leur coloration différente.

La figure 11 montre encore une image plus interéssante et instructive. Nous observons des grains de coloration différente dans ce noyau granuleux; les uns sont colorés tout à fait en noir (par l'hématoxyline ferrique), les autres montrent seulement des points noirs sur un fond coloré par la teinture acide, — ils sont donc encore imprégnés de petites particules chromatiques; les derniers enfin prennent seulement les colorants acides (vert par le vert-lumière), parce que la chromatine a complètement disparu de ces grains.

C'est pourquoi nous croyons comme démontré ce fait que la disparition de la chromatine découvre les grains de linine qui constitue pour la chromatine une substance fondamentale, cimentante et de soutien. Reinke a très probablement observé les grains de linine débarassés de la substance chromatique par l'action du lysol et leur a donné le nom d'oedématine. Dans beaucoup de noyaux où la chromatine a disparu nous voyons des grains pâles, colorés par les seuls colorants acides qui ne peuvent représenter autre chose que des grains lininiens (voir les figg. 8, 9, 10, 11, 55). La taille de ces grains reste sans importance pour cette supposition; dans les figures 8, 9 nous voyons des grains de linine assez considérables; la figure 10 les montre beaucoup plus petits, les grains chromatiques étant moins volumineux. L'apparition de ces grains lininiens libres de chromatine dépend peut-être de certains états fonctionnels du noyau; c'est pourquoi nous les voyons tantôt en grande quantité, tantôt en quantité plus restreinte; ils semblent augmenter de nombre quand la masse de chromatine diminue dans le noyau. On peut observer ces détails p. e. dans les figures 12 et 13 de la planche XXIV; nous y voyons la hromatine réduite seulement à des granules très petits et peu nombreux, tandis que le noyau tout entier est rempli d'une masse granuleuse acidophile.

C'est en vain que nous voulons rechercher la même substance oxyphile dans les noyaux granuleux où le nombre des grains basophiles est considérable, et par conséquent où la quantité de substance chromatique est très grande; tous les grains lininiens sont dans ce cas recouverts par de la chromatine, qui les imprègne abondamment (comparer les figures 2 à 7 de planche XXIV).

La substance oxyphile est très probablement de nature lininienne; cela est démontré encore par quelques images observées pendant nos longues recherches. La figure 26 p. e. montre un noyau de structure réticulaire, avec un réticulum très délicat, dans lequel nous voyons de petites granulations fortement acidophiles, comme les minces fibrilles sans doute lininiennes qui forment le réticulum. Dans le même noyau, nous voyons aussi des grains plus volumineux constitués de deux substances, d'une acide qui semble former un fond pour la seconde colorée par la teinture basique. L'image représentée dans la figure 42 prouve aussi l'exactitude de cette observation; cette figure montre un noyau vacuolaire avec des vacuoles dont les parois sont colorées fortement par les colorants acides et les grains que les vacuoles contiennent prennent aussi la même coloration. Il n'y a

aucun doute que les parois des vacuoles sont constituées par de la linine ce que les propriétés de cette substance permettent d'affirmer. La comparaison de ces grains acidophiles avec les grains chromatiques que nous observons à l'intérieur des vacuoles dans les autres noyaux de structure vacuolaire, démontre que dans ces types nucléaires les grains chromatiques possèdent aussi la même structure que partout ailleurs, c'est à dire, qu'ils sont composés de linine imprégnée par de la chromatine nucléaire.

Toutes les observations précédentes tendent à faire accepter l'opinion que les granulations acidophiles qui remplissent plus ou moins certains noyaux de structure granuleuse ou réticulaire et qui s'y trouvent auprès des grains chromatiques, représentent la linine ou plastine nucléaire; celle-ci n'aurait pas encore acquis la forme bien définie de grains ou filaments du réticulum qui subissent l'imprégnation chromatique. Cette substance granuleuse acidophile représente peut-être le matériel nécessaire pour la différenciation secondaire de la linine figurée. Cette substance correspond à l'oxychromatine ou lanthanine de M. Heidenhain et à l'oedématine de Reinke. Nous ne pouvons donner aucune réponse satisfaisante sur la question de savoir s'il existe des relations intimes entre cette substance acidophile et la chromatine nucléaire; il nous semble que de telles relations existent, mais elles sont seulement de nature physique: la linine doit former un substratum pour la chromatine et exerce une certaine influence sur la chromatine qui y est répartie, par les modifications que présente cette substance de soutien. De nombreuses images nucléaires plaident contre l'opinion que les granulations acidophiles représentent le suc nucléaire albuminoïde; on ne voit presque jamais dans ces images aucune structure du suc, quoique les noyaux ont été fixés de façon très diverse et avec les fixateurs qui pourraient exercer une action coagulante sur les substances albuminoïdes dissoutes dans le suc nucléaire. Le plus souvent il se présente comme une substance tout à fait amorphe et tout au plus comme une masse finement granuleuse de coloration très faible acide ou basique.

Passons maintenant aux noyaux qui montrent une structure réticulaire. Nous y voyons des modifications quant au nombre et au volume des grains chromatiques et à la mise en évidence de l'autre substance nucléaire, c'est à dire de la linine ou plastine. Les grains de chromatine augmentent et grossissent considérablement de telle façon qu'ils se transforment en blocs ou grumeaux de grandeur et de configuration variables et de coloration très intense. Ces grumeaux

chromatiques ne sont pas très serrés et ne remplissent pas complètement la cavité nucléaire; ils laissent au contraire des espaces libres parcourus par de minces fibrilles qui forment une sorte de réticulum, dont les points nodaux surtout sont occupés par des masses chromatiques. Le réticulum en question est formé sans doute de linine ou plastine nucléaire, ce qu'indiquent les propriétés de cette substance. D'ailleurs la chromatine peut imprégner plus ou moins abondamment les filaments mêmes; c'est pourquoi ils changent de configuration et de coloration.

En ce cas leur épaisseur augmente, leur surface n'est plus lisse mais plutôt hérissée de petits prolongements épineux ou globuliformes, ils présentent très souvent la forme de chapelets à cause d'un plus grand nombre de petits grains disséminés sur le parcours du filament, tandis que les grumeaux plus volumineux occupent presque toujours les points nodaux du réticulum. L'imprégnation du filament de linine par de la chromatine cause aussi la coloration par les teintures basiques des filaments qui d'ordinaire prennent les colorants acides (se colorent en rouge p. e. par l'éosine).

Les noyaux de structure réticulaire diffèrent des noyaux granuleux non seulement par la configuration générale de la chromatine, mais surtout par la présence de linine ou plastine nucléaire sous la forme de filaments qui s'entrecroisent et forment le réticulum. On pourrait croire que la linine qui dans les noyaux granuleux reste tout à fait invisible, représente dans les noyaux de structure réticulaire une formation nouvelle, ou qu'elle apparaît seulement à cause de la diminution de quantité de grains chromatiques dont elle était complètement recouverte. D'après nos recherches aucune de ces deux suppositions n'est pas acceptable; d'une part la linine ne peut pas représenter une formation nouvelle, d'autre part le nombre plus restreint des grains chromatiques n'a aucune influence sur l'apparition de cette substance. On rencontre en effet des noyaux granuleux qui possèdent une très petite quantité de grains et qui ne montrent aucune trace de filaments ou de réticulum. La linine, comme nous l'avons mentionné plus haut, existe aussi dans les noyaux granuleux en tant que substance figurée; c'est sous la forme de grains lininiens imprégnés de chromatine, qu'on peut apercevoir seulement quand la chromatine disparaît et découvre la substance lininienne. De nombreuses observations prouvent l'exactitude de notre supposition.

Si nous comparons les diverses images des noyaux granuleux et réticulaires montrant la configuration variable de la linine, il faut supposer que cette substance nucléaire possède une plasticité évidente,

et qu'elle change facilement de configuration; elle peut passer de forme indéfinie ou granuleuse à des formes bien nettes de filaments ou de réticulum. La linine subit très probablement certains changements de nature physique qui restent en relation évidente avec la condensation de la chromatine nucléaire, car avec l'augmentation de volume des grains chromatiques et la diminution de leur nombre, la linine devient plus visible et prend des formes plus définies. Dans les noyaux réticulaires on pourrait très bien considérer les filaments lininiens comme des fils conducteurs, sur lesquels la chromatine nucléaire qui les imprègne, coulerait afin de former des masses plus importantes et plus compactes qui occupent les points nodaux du réticulum. Le rôle de la linine dans le noyau «au repos» serait assimilable, d'après cette opinion, à celui des filaments du fuseau dans le noyau pendant la période de caryocinèse; et il faudrait attribuer à la linine certaines fonctions mécaniques qui influencent peut-être la répartition de la substance chromatique à l'intérieur du noyau [voir aussi HEIDENHAIN (63)].

On peut observer sur les préparations que les grains de linine qui dans les noyaux granuleux sont imprégnés de chromatine poussent de minces prolongements filiformes qui deviennent ensuite des fibrilles plus épaisses colorées par les teintures acides et qui réunissent les grains les uns avec les autres. Ces prolongements et ces fibrilles lininiennes apparaissent dans les noyaux quand la quantité de grains chromatiques diminue et quand leur volume augmente. On peut donc supposer que la configuration de la linine dépend jusqu'à un certain point des relations de cette substance avec la chromatine; les changements dans cette relation se manifestent par des changements morphologiques de la structure nucléaire.

Le mécanisme par lequel la structure granuleuse se transforme en réticulaire est bien difficile à résoudre. On pourrait peut-être supposer que les grains de linine, débarassés de la chromatine, subissent certaines modifications de leur consistance, de leur plasticité, qu'ils poussent de minces prolongements qui s'unissent les uns aux autres et forment ainsi le réticulum. Ce réticulum est composé d'abord de fibrilles minces et montre des mailles très petites et serrées; c'est seulement ensuite que les fibrilles s'épaississent par l'augmentation de la quantité de substance lininienne et forment un réticulum bien accentué avec des mailles larges. Il est donc nécessaire d'admettre qu'il existe dans le noyau une substance de laquelle la linine pourrait se différencier.

Aussi est-il très difficile de donner une interprétation sur la signification qu'il faut attribuer à la structure réticulaire pour la fonction du noyau. A cette structure il faut peut-être attribuer la répartition plus régulière de la substance chromatique dans le noyau, ou la facilité du transport des masses chromatiques d'une région du noyau dans l'autre ou enfin la formation des grumeaux ou blocs très volumineux qui pourraient agir plus fortement sur certaines parties du corps nucléaire, — c'est à cette fonction que répond peut-être la différenciation de cette structure nucléaire.

La structure la plus curieuse que montrent les noyaux des organes entériques est la structure vacuolaire. Nous voulons insister encore une fois sur la raison qui nous fait considérer cette structure comme vacuolaire et non réticulaire. C'est surtout la configuration générale des noyaux réticulaires (voir les figg. 19—26 de planche XXV) et des noyaux vacuolaires (voir les figg. 29—50 de planche XXV et XXVI que distingue nettement ces deux types nucléaires. La comparaison directe de ces noyaux exagère les différences sur lesquelles nous avons déjà attiré l'attention. La forme du réticulum, l'épaisseur des filaments qui le constituent, les dimensions des mailles sont très variables d'un noyau réticulaire à l'autre, même dans le même noyau (figg. 22, 24, 25, 26); les noyaux vacuolaires au contraire montrent des vacuoles de forme beaucoup plus régulière et leurs parois ont presque partout la même épaisseur. La forme des vacuoles est ordinairement plus ou moins sphérique, quoique l'on rencontre aussi des formes polyëdriques et irrégulières à cause de la pression réciproques des vacuoles voisines.

L'examen soigneux d'un noyau vacuolaire sous un fort grossissement fournit une démonstration évidente. Quand on manœuvre la vis micrométrique, on observe que les points où se rencontrent presque toujours trois vacuoles, se transforment en cercles qui augmentent de plus en plus, puis diminuent et figurent de nouveau un point; on a donc affaire à un espace de forme sphérique ou ovalaire, fermé complètement par une membrane qui sur une coupe optique se présente comme une ligne; les diverses mises à point de l'objectif nous prouvent l'existence de vraies vacuoles. Enfin la structure vacuolaire est encore démontrée par la présence au milieu de ces espaces de grains de coloration variable, le plus souvent basophile, tandis que, dans les noyaux réticulaires, les grains occupent d'ordinaire les points nodaux du réticulum ou se trouvent sur le parcours des filaments eux-mêmes; la répartition des grains chromatiques dans les noyaux réticulaires est donc presque toujours irrégulière.

Les parois qui délimitent les vacuoles semblent être formées d'une substance plus résistante, plus rigide, qui prend facilement les divers colorants; c'est pourquoi les images de ces types nucléaires montrent une telle variabilité quant à leur coloration. Ainsi l'épaisseur des parois vacuolaires se modifie jusqu'à un certain dégré, ce qui dépend seulement de leur coloration; les travées colorées avec les colorants basiques sont plus épaisses que celles qui présentent une coloration acide. La comparaison de ces divers types de noyaux persuade qu'ils diffèrent non seulement par la coloration variable des parois vacuolaires, mais aussi par la présence de substances différemment figurées à l'intérieur des vacuoles. Les parois des vacuoles tantôt sont colorées en totalité par les teintures basiques comme la chromatine nucléaire et ont cette coloration dans toute l'étendue du noyau, tantôt sont colorées en partie par les teintures basiques et en partie par les teintures acides, tantôt enfin toutes les parois vacuolaires prennent les colorants acides. En général on peut remarquer que les parois des vacuoles se colorent séparément avec des colorants basiques et acides ou montrent une coloration mixte des deux colorants. Ces propriétés de coloration permettent de supposer que les parois vacuolaires sont formées de deux substances dont l'une est basophile, et l'autre acidophile.

Regardons tout d'abord les noyaux dans lesquels les travées intervacuolaires se colorent basiquement p. e. en violet par l'hématoxyline alunée ou l'hématoxyline acide d'Ehrlich ou en bleu par le bleu-d'eau (figg. 30, 31). Les parois des vacuoles sont assez épaisses surtout quand la coloration basique est forte; leur surface n'est pas tout à fait lisse; elle est comme couverte d'une fine poussière basophile. Les points nodaux où se rencontrent trois vacuoles sont plus accentués à cause d'un amas en plus grande quantité de la substance basophile qui forme les travées. L'intérieur des vacuoles dans les noyaux en question est ordinairement rempli d'une substance amorphe ou très finement granuleuse dont la coloration peut varier; elle est tantôt faiblement basophile tantôt neutre. Cette masse granuleuse représente sans doute le suc nucléaire et sa coloration dépend de la présence ou de l'absence de chromatine nucléaire dissoute.

Les noyaux dans lesquels les parois des vacuoles prennent seulement les colorants acides présentent des images bien différentes. L'épaisseur des parois est ici moins considérable; leur surface est lisse et à leur intérieur se trouve tantôt une masse presque amorphe ou finement granuleuse; sa coloration est semblable, mais beaucoup

plus faible que celle des parois elles-mêmes; ou on y trouve des grains sphériques ou ovalaires de coloration le plus souvent basique qui sont plongés dans une substance amorphe, incolore. Nous reviendrons bientôt sur cette particularité. Les images nucléaires représentées dans les figures 36 et 44 de la planche XXV et XXVI sont les plus interéssantes. On y voit les parois et le contenu des vacuoles colorés par la teinture basique dans une partie du noyau et par la teinture acide dans l'autre partie. Ces images prouvent qu'il existe une relation entre les substances qui forment les parois et celles qui constituent le contenu des vacuoles.

Les observations des noyaux vacuolaires, dont les vacuoles ont des parois les unes basophiles, les autres acidophiles permettent d'affirmer que la substance qui les constitue possède des affinités différentes envers les colorants basiques et acides. Les colorants dits nucléaires colorent toujours dans le noyau, comme l'ont démontré de nombreuses recherches, la substance chromatique. Elle prend toujours une coloration élective après le traitement des préparations par des solutions de ces colorants. Il est donc nécessaire d'admettre que la coloration basique des parois vacuolaires est due à la coloration de la substance chromatique qui les imprègne; ce fait est aussi prouvé par l'épaisseur des parois vacuolaires et par leur surface qui semble recouverte d'une fine poussière quand elles sont colorées par les teintures basiques; elles diminuent d'épaisseur et présentent une surface polie quand les parois des vacuoles deviennent acidophiles. La coloration des noyaux par la méthode d'Heidenhain à l'alun de fer donne aussi des images qui démontrent la composition des parois vacuolaires par deux substances différentes. On rencontre trois stades luccessifs de coloration, dont nous avons déjà parlé longuement dans le chapitre II. de notre mémoire. Dans le premier, les parois vacuosaires montrent une coloration noire et se distinguent bien de la substance plus claire, uu peu grisâtre qui remplit les vacuoles. Dans le second stade, la coloration des parois est beaucoup plus faible; elle est grise et les points nodaux seuls, qui sont plus accentués, restent colorés en noir. Enfin, dans le troisième stade, les parois des vacuoles prennent les colorants acides; c'est seulement dans les points nodaux qu'on peut observer çà et là des amas plus volumineux d'une substance colorée en noir. La snbstance qui remplit les cavités vacuolaires montre aussi différents dégrés de coloration. De tels noyaux sont représentés dans les figures 34, 35 et 36 de la planche XXV. Il faut insister encore une fois sur ce fait que ces

trois stades de coloration ne dépendent pas du dégré de la différenciation à l'alun de fer après la coloration par l'hématoxyline, — car sur les mêmes préparations, dans les mêmes coupes on rencontre des noyaux vacuolaires voisins dont les uns sont colorés en noir, les autres en gris, d'autres enfin montrent les parois des vacuoles colorées par les teintures acides. La coloration différente dépend donc seulement de la structure et de la composition de ces noyaux et non pas de la décoloration secondaire par l'alun de fer.

L'interprétation de ces trois images différentes de coloration est assez facile. La méthode d'Heidenhain à l'hématoxyline ferrique colore, — comme nous le savons — en premier lieu la chromatine nucléaire en noir plus ou moins intense. La coloration noire des parois vacuolaires dépend alors de l'imprégnation de leur substance par de la chromatine nucléaire; la coloration plus faible, grise, distingue les noyaux dont les parois vacuolaires ont perdu plus ou moins de substance chromatique; celle-ci s'amasse en quantité plus grande seulement au niveau des points nodaux. Dans le troisième stade enfin la chromatine disparaît presque complètement, aussi les parois des vacuoles se décolorent-elles totalement dans la solution d'alun de fer et c'est seulement dans les points nodaux qu'on trouve des petits grains polyëdriques colorés de façon caractéristique comme la chromatine nucléaire. Si nous nous servons d'une coloration consécutive avec un colorant acide p. e. Bordeaux, Rubin S ou Vertlumière, les parois des vacuoles prennent, au deuxième et au troisième stade, en grande partie la coloration acide, p. e. rouge ou verte.

La coloration par la méthode d'Ehrlich-Biondi donne des résultats bien semblables aux précédents; ils prouvent que notre opinion quant à l'imprégnation chromatique des parois vacuolaires est tout à fait juste. Dans certains noyaux les parois des vacuoles se colorent en vert et leurs cavités sont remplies d'une masse amorphe colorée de la même façon, mais plus faiblement; dans les autres noyaux, les travées sont colorées en rose-jaune avec des grains verts dans l'intérieur des vacuoles; dans les derniers enfin, les parois sont tout à fait acidophiles et la masse qui remplit les vacuoles montre aussi la même coloration acide (les figg. 32 et 39 de la planche XXV et XXVI).

La deuxième particularité que montrent les noyaux vacuolaires est la présence de substances très souvent figurées dans l'intérieur des vacuoles. Cette propriété est surtout montrée par les noyaux dont

les vacuoles possèdent des parois acidophiles. Les cavités des vacuoles sont remplies d'une masse amorphe ou finement granuleuse ou renferment chacune un et rarement deux ou trois grains assez volumineux, plongés dans une masse amorphe incolore ou faiblement acidophile.

Quant à la substance amorphe ou finement granuleuse qui remplit les vacuoles, elle peut présenter dans les divers noyaux des caractères différents. Tantôt elle ne possède aucune structure, tantôt elle est composée de granulations très fines. Sa coloration change aussi d'un noyau à l'autre et même d'une partie nucléaire à l'autre. Elle est évidemment acidophile dans les vacuoles colorées par les teintures acides, mais elle peut devenir aussi basophile dans les mêmes circonstances sans changement de coloration des parois vacuolaires. Nous avons observé assez souvent une coloration différente de cette substance dans les vacuoles de la partie basale et opposée du noyau (figg. 44 et 45 de la planche XXVI).

Quant aux grains qu'on observe dans les vacuoles des noyaux vacuolaires ils montrent d'ordinaire une forme sphérique ou ovalaire et un volume plus ou moins considérable; ce volume dépend surtout du diamètre des vacuoles: les petites vacuoles possèdent des grains de petite taille, les vacuoles plus grandes renferment des grains de taille considérable. Les grains en question sont toujours situés au centre de chaque vacuole; ils se colorent ordinairement par les colorants basiques: en violet par l'hématoxyline alunée, en noir par l'hématoxyline ferrique, en bleu par le bleu-d'eau, en vert par le vert de méthyle du triacide d'Ehrlich-Biondi. Les grains montrent les mêmes propriétés de coloration que les masses granuleuses dont nous avons parlé plus haut; il faut donc admettre que ces deux corps sont formés de la même substance. Comme elle prend nettement les colorants caractéristiques de la chromatine nucléaire nous considérons comme un fait démontré que les masses granuleuses basophiles et les grains placés dans les vacuoles représentent dans les noyaux vacuolaires la substance chromatique. L'apparition de ces masses granuleuses ou des grains colorés basiquement reste le plus souvent en relation avec la disparition de la chromatine qui imprègne les parois des vacuoles; c'est pourquoi nous les rencontrons d'ordinaire dans les noyaux dont les parois vacuolaires sont acidophiles. Il faut encore mentionner que les masses granuleuses basophiles peuvent être observées aussi dans les vacuoles, dont les parois montrent encore une coloration basique, tandis que les grains chro-

matiques apparaissent seulement dans les noyaux avec des parois vacuolaires acidophiles.

Les observations qui précèdent permettent d'accepter l'opinion que la substance chromatique peut apparaître dans les noyaux vacuolaires sous trois formes différentes: tantôt elle imprègne les parois des vacuoles, qui montrent alors une coloration basique et possèdent une épaisseur plus grande; tantôt elle se ramasse dans l'intérieur des vacuoles sous forme d'une substance finement granuleuse et basophile: tantôt enfin elle occupe sous la forme de grains plus ou moins volumineux le centre des vacuoles. Dans ces deux derniers cas, les parois vacuolaires présentent une coloration acide, leur épaisseur est plus faible et leur surface est lisse. La manière de voir présentée plus haut s'appuie en réalité sur des images nucléaires observées.

Si l'on accepte l'opinion précédente, il est facile de donner une interprétation exacte des images que présentent certains noyaux vacuolaires. Nous rencontrons dans les préparations des noyaux dans lesquels les parois des vacuoles et la substance qui les remplit montrent une coloration différente dans les parties voisines du même élément nucléaire. Dans la partie basale du noyau les parois des vacuoles sont plus minces et sont acidophiles, tandis que dans la partie opposée elles sont basophiles et plus épaisses: la coloration de la substance qui remplit les vacuoles se transforme de la même façon (fig. 40). Dans un autre noyau représenté dans la figure 44 la variabilité de coloration est encore plus accentuée; le noyau montre trois parties, dont chacune présente des vacuoles avec parois et substance intérieure colorées différemment. L'interprétation de ces changements de coloration est tout à fait facile; la chromatine nucléaire imprègne une partie des parois vacuolaires et imbibe la substance qui remplit leurs cavités, tandis que dans l'autre partie du noyau la substance chromatique fait complètement défaut.

Les images des divers types de noyaux vacuolaires nous apprennent donc que les parois des vacuoles sont formées d'une autre substance que la chromatine nucléaire; cette dernière les imprègne seulement et dans certains cas disparaît découvrant ainsi leur structure propre. Elles doivent donc être constituées de la substance qui existe dans tous les noyaux, c'est à dire de linine ou de plastine nucléaire. Celle-ci jouerait ici non seulement un rôle de soutien pour la chromatine, mais serait aussi en relation étroite avec cette dernière; tous les changements de structure nucléaire qu'on rapporte

ordinairement à la substance chromatique sont plutôt en relation avec les processus qui atteignent la substance lininienne. C'est un fait de grande importance pour les théories de structure nucléaire que nous présenterons dans la partie théorique de notre mémoire; c'est pourquoi nous appelons l'attention sur ces propriétés des parois vacuolaires.

Il est bien interéssant de connaître le mécanisme et la marche de tous ces changements dans la répartition de la chromatine dans les noyaux vacuolaires. Nous pouvons réconstruire, d'après les images observées, le schéma suivant des transformations chromatiques. Les grains chromatiques — ou plutôt la linine qui forme le substratum pour la substance chromatique — subissent la vacuolisation; les vacuoles deviennent de plus en plus grandes, leur forme change, leur intérieur se remplit de suc nucléaire, la chromatine constitue la paroi externe. Toute la chromatine se trouve maintenant dans les parois des vacuoles qu'elle imprègne ou s'amasse en plus grande quantité dans les points nodaux, et c'est là la cause de leur coloration spécifique. La chromatine est ensuite transportée des parois des vacuoles dans leur intérieur, où elle se dissout de plus en plus dans le suc nucléaire qui prend la configuration d'une masse finement granuleuse basophile et remplit plus ou moins les cavités vacuolaires. En même temps, les parois des vacuoles débarassées de chromatine montrent leur structure propre. De la quantité de chromatine qui a abandonné les parois des vacuoles dépend la coloration de ces dernières et l'intensité de coloration de leur contenu. C'est pourquoi nous voyons des noyaux dans lesquels les parois sont encore basophiles et dont la masse qui les remplit est aussi basophile, mais faiblement; d'autres noyaux possèdent des vacuoles avec des parois colorées par les teintures acides et la substance qui les remplit montre une coloration basique très énergique (voir les figg. 30, 45 de la planche XXV et XXVI). Dans certains cas la chromatine peut apparaître dans les vacuoles sous la forme de grains plus compactes, fortement colorés; ce phénomène a lieu dans les noyaux vacuolaires, où la substance chromatique a complètement abandonné les parois des vacuoles qui sont devenues acidophiles. L'apparition de ces grains peut être comparée à un phénomène de cristallisation de la solution saturée de chromatine dans le suc nucléaire; celui-ci contient très probablement aussi une certaine quantité de linine dissoute, comme le temoignent certaines images nucléaires, sur lesquelles nous avons déjà appelé l'attention. Ces noyaux montrent les grains en question colorés par

les teintures acides; il faut donc supposer que ces grains sont formés de linine qui s'imprègne ensuite de la chromatine. Qu'un tel phénomène de cristallisation ait réellement lieu dans les vacuoles remplies d'une solution chromatique, cela est prouvé par l'image du noyau reproduit dans la figure 41. Nous y voyons des vacuoles remplies d'une substance amorphe basophile dans laquelle se trouvent de petits grains chromatiques en nombre de 2, 3, 5 ou plus. En examinant cette image, on peut supposer que le processus de cristallisation est seulement commencé; c'est pourquoi les grains sont encore petits et la substance dans laquelle ils sont plongés contient encore de la chromatine qui n'a pas subi la cristallisation; aussi montre-t-elle encore une basophilie évidente.

Auprès des noyaux vacuolaires dont nous avons parlé plus haut et qui se distinguent par la présence de substances figurées dans l'intérieur des vacuoles, nous rencontrons encore les types nucléaires de même structure dont les vacuoles ont des parois minces et lisses qui prennent seulement les colorants acides. Dans les vacuoles de ces noyaux on voit une masse finement granuleuse ou même amorphe, colorée de même façon que les parois; très souvent les vacuoles ont l'air d'être tout à fait vides. La substance chromatique qui grâce à sa coloration élective peut être facilement démontrée dans chaque noyau, fait complètement défaut dans les noyaux en question. Il est bien interéssant de savoir ce qu'est devenue la chromatine que nous avons observée dans tous les noyaux de structure vacuolaire sous les formes bien variables. La réponse à cette question n'est pas très difficile. La chromatine quitte les noyaux pour passer dans le cytoplasme.

L'examen soigneux des noyaux vacuolaires démontre avec certitude que les masses ou grains chromatiques traversent les parois des vacuoles, puis la membrane nucléaire pour tomber enfin dans le protoplasme cellulaire. La répartition et la position de masses ou de grains chromatiques dans les vacuoles parlent en faveur de cette opinion. Dans certains noyaux, la substance chromatique occupe toutes les vacuoles, dans d'autres, elle se trouve seulement dans les vacuoles de la partie du noyau qui est dirigée vers la lumière du canal sécréteur, tandis que la partie basale en est libre: dans d'autres enfin, la chromatine ne remplit plus aucune vacuole, mais se trouve déjà en dehors du noyau ou dans ses parties les plus superficielles. On voit alors la substance basophile finement granuleuse coiffer le noyau dont les vacuoles sont tout à fait vides de substance chromatique. Un tel

noyau prend souvent une forme allongée ou émet un cône dans lequel se trouve la chromatine comme une masse finement granuleuse. Cette partie du noyau n'a pas d'ordinaire de limites précises; elle est recouverte par une coiffe formée d'une masse granuleuse qui montre toutes les propriétés de la chromatine nucléaire (les figg. 47 et 48 de la planche XXVI); le noyau tout entier possède une structure vacuolaire bien évidente: les vacuoles sont tantôt vides, tantôt remplies d'une substance presque amorphe; la coloration des parois ainsi que de la substance intravacuolaire est acide.

Toutes ces images démontrent de façon nette que la chromatine traverse les parois des vacuoles, de la base du noyau vers sa surface; ce fait est présenté par de nombreux noyaux (figg. 40, 44, 45) dans lesquels l'élimination de chromatine est évidente. Le passage de la chromatine une fois accompli, elle se ramasse tout près de la surface nucléaire, se condense encore plus, forme un corps granuleux ou amorphe coloré électivement qui tombe ensuite et se dissout dans le protoplasme cellulaire.

Comment se réalise ce passage de la substance chromatique du noyau dans le cytoplasme? Les images observées permettent d'accepter les deux opinions suivantes. L'élimination de la chromatine se fait tantôt après dissolution de cette substance dans le suc nucléaire, tantôt sous la forme de petits granules ou de grains plus considérables.

L'image du noyau représenté dans la figure 55 de la planche XXVII démontre qu'en réalité cette dissolution de la chromatine se produit. Nous y voyons de petites vacuoles remplies d'une substance amorphe de coloration spécifique coiffer le noyau, surtout la surface dirigée vers la lumière du canal sécréteur. Le noyau en question possède la structure granuleuse; les grains sont tout à fait décolorés et seules les vacuoles situées dans le cytoplasme montrent la coloration caractéristique de la chromatine. Il faut admettre que la chromatine qui imprègne encore quelques grains de linine a subi une dissolution dans le suc nucléaire et a passé par exosmose du noyau dans le cytoplasme. Les grains qui remplissent les vacuoles des noyaux vacuolaires peuvent aussi subir une dissolution et comme un liquide chromatique traverser la membrane nucléaire. Il est possible aussi qu'ils subissent une fragmentation en granulations très fines qui traversent les parois des vacuoles et la membrane nucléaire; dans beaucoup de préparations nous avons en effet rencontré des masses granuleuses ou des grains assez considérables dans le cytoplasme environnant.

Les parois des vacuoles et la membrane nucléaire, qui souvent semble faire défaut, sont tellement minces que les fines particules chromatiques peuvent les traverser sans laisser aucune trace de leur passage (figg. 53, 54 de la planche XXVII).

Quels phénomènes la chromatine subit-elle ensuite dans le protoplasme cellulaire? Cette question est peu facile à résoudre, car les produits sécrétés dans le corps cellulaire ne sont pas si bien visibles et ne se laissent pas d'ordinaire fixer de façon convenable.

Pour résoudre cette question, il faut auparavant présenter en quelques mots, sous quelle forme apparaît dans les cellules des tubes entériques le produit sécrété par ces éléments. La fixation des organes entériques par des fixateurs quelconques donne le plus souvent l'image des vacuoles tout à fait claires remplies d'une substance complètement amorphe qui d'ailleurs ne prend que très peu les colorants plasmatiques. Ces vacuoles sont surtout situées tout près du noyau, ce qui semble indiquer leur origine probable en tant que substances excrétées par le noyau cellulaire. Quand la fonction sécrétoire des éléments cellulaires est considérable, le protoplasme tout entier de la partie interne de la cellule subit une vacuolisation très évidente; on voit dans ces conditions un grand nombre de vacuoles de taille volumineuse s'ouvrir directement dans la lumière du canal sécréteur. C'est seulement après la fixation des organes entériques dans le liquide de Flemming ou de Hermann, donc dans des liquides qui contiennent de l'acide osmique que le produit sécrété est fixé et coloré en brun-noir. La figure 56 de la planche XXVII représente une cellule des tubes entériques fixée par le liquide de Flemming. Nous y voyons dans le protoplasme un grand nombre de sphérules de taille très variable, dans la partie basale des sphérules plus petites, dans l'autre plus superficielle des sphérules beaucoup plus volumineuses, qui se disposent très souvent les unes derrière les autres. Les sphérules les plus nombreuses entourent le noyau cellulaire. La surface de la cellule a perdu presque totalement la bordure en brosse et nous y voyons certaines des boules en question, de très grand volume, faire saillie dans la lumière du canal sécréteur. L'image décrite répond tout à fait, quant à la grandeur des sphérules et leur position dans le cytoplasme, aux images des vacuoles que nous observons dans les cellules fixées par d'autres fixateurs sans acide osmique. C'est pourquoi nous croyons que les sphérules de la substance qui se noircit après l'action d'acide osmique, correspondent à la substance qui remplit les vacuoles claires sur les autres préparations et qu'il faut les consi-

dérer comme le produit de sécrétion. Guieysse (l. c.) décrit aussi dans les cellules des organes entériques des boules noircies par l'acide osmique; il les considère comme de la graisse absorbée. Nous ne pouvons partager la manière de voir de cet auteur. Le volume variable de ces sphérules qui sont beaucoup plus petites daus la partie basale des cellules et très grandes dans la partie superficielle, leur saillie dans la lumière, la perte de la bordure eu brosse dans cet endroit, — tout cela permet de les considérer plutôt comme un produit qui est excrété de la cellule. Le uoirciemeut est peut-être caractéristique de la substance sécrétée après l'action de l'acide osmique; cette substance doit sans doute conteuir des ferments, des euzymes. Ogata (l. c.) a constaté la même propriété au sujet des grains de zymogène dans les cellules du pancréas.

C'est sur les préparations fixées avec le liquide de Flemming que nous avons pu poursuivre le sort de la substance chromatique expulsée dans le cytoplasme. Nous avons rencontré très souvent des noyaux entourés d'une couronne de vacuoles petites ou grandes dont les parois et le contenu moutraient la coloration caractéristique de la chromatine (fig. 55). Dans d'autres cellules nous avons observé une grande quantité de grains de taille variable qui — il n'y a aucun doute à cet égard — ont été éliminés du noyau et montrent tous les caractères des granulatious chromatiques. Ils occupent surtout la partie du cytoplasme située entre le noyau et la surface cellulaire, et s'amassent en nombre considérable tout près de la membrane nucléaire. Les graius augmentent alors de volume; un certain nombre d'eutre eux subit la vacuolisation, et ces vacuoles s'ouvrent, après effraction de la membraue cellulaire dans la lumière du caual sécréteur. En cet endroit d'élimination des grains, qui représentent sans doute une sécrétion d'origine nucléaire, la bordure en brosse qui couvre d'ordinaire la surface cellulaire fait complètement défaut (les figg. 53, 54 de la planche XXVII). Ces images permettent de supposer que la chromatiue éliminée du noyau se transforme directement en graius ou vacuoles sécrétoires, qu'elle se transforme directement eu produit de sécrétion.

Des images encore plus instructives sont montrées par les préparations fixées par le liquide de Flemming, qui, comme uous l'avons mentionné plus haut, conserve les grains de sécrétion daus la cellule (voir la fig. 57 de la planche XXVII). Dans le protoplasme, surtout dans sa partie basale, on observe une grande quantité de grains de volume assez considérable, de même forme et de même coloration que les

grains chromatiques contenus dans la cavité nucléaire. L'examen minutieux de ces grains prouve que leur forme, volume et coloration peuvent se modifier, surtout quand ils se rapprochent de la surface de la cellule. Les uns sont petits, basophiles, colorées en rouge par la safranine, les autres sont plus volumineux et montrent une double coloration; ils sont colorés en rouge en leur centre et en brun-noir à leur surface; les derniers enfin déjà bien volumineux ont leur masse entière colorée en brun-noir. On peut observer très bien cette transformation des grains sans doute d'origine nucléaire — comme le prouvent leur forme et leur coloration — en grains de sécrétion qui augmentent de volume et prennent une coloration brun-noire après l'action de l'acide osmique. Il faut donc admettre que la chromatine nucléaire fournit le matériel pour les grains de sécrétion et que ce matériel subit divers changements avant de donner le produit de sécrétion définitif.

D'après ces deux exemples, qu'on pourrait multiplier en étudiant diverses préparations convenablement fixées, il faut donc conclure que la chromatine expulsée dans le cytoplasme tantôt se transforme directement en des grains ou vacuoles de sécrétion, tantôt fournit seulement le matériel nécessaire pour la sécrétion cytoplasmique. Dans ce dernier cas, le noyau et le protoplasme contribuent l'un et l'autre à la fonction sécrétoire et à la production du produit de sécrétion.

Il serait intéréssant de savoir, si les noyaux qui ont poussé leur fonction sécrétrice et excrétrice jusqu'à l'état d'épuisement complet, peuvent encore régénérer leur chromatine et changer de nouveau leur structure vacuolaire en la structure granuleuse, que nous avons considérée comme typique pour les noyaux des cellules glandulaires des organes entériques. D'après plusieurs images observées par nous il nous semble possible d'admettre qu'une telle fonction réparatrice, qu'une régénération de la chromatine est réellement possible, ainsi que la transformation de la structure vacuolaire en structure granuleuse. Notre supposition peut s'appuyer sur les faits suivants: tout d'abord nous n'avons pas rencontré aussi fréquemment les processus dégénératifs dans les cellules qui possèdent des noyaux vacuolaires complètement épuisés; ensuite nous avons observé plusieurs fois, que les noyaux vacuolaires acidophiles avec vacuoles tout à fait vides, montraient une basophilie évidente de leur partie basale; ce fait prouve que la chromatine commence de nouveau à se ramasser dans cette partie du noyau, qu'elle est élaborée aux dépens de matériaux qui lui sont apportés par l'intermédiaire du protoplasme cellulaire.

Les expansions du corps nucléaire qui pénètrent de la base du noyau dans le cytoplasme peuvent jouer un certain rôle dans le transport des substances venues du protoplasme. Nous avons aussi rencontré assez souvent ces prolongements nucléaires dans les cellules qui possèdent les noyaux de structure granuleuse. Ils sont moins développés dans les cellules entériques de cette espèce d'Isopodes que dans les mêmes cellules des Isopodes parasites, qui ont été l'objet de nos précédentes recherches. Mais leur rôle est probablement la même; c'est pourquoi nous renvoyons le lecteur à notre dernière publication (105).

Il faut répondre encore sur la question de savoir ce que deviennent les noyaux vacuolaires dans lesquels la chromatine fait complètement défaut, c'est à dire, quand la régénération de cette substance si importante pour la vie et la fonction de l'élément cellulaire ne peut avoir lieu. Ces noyaux subissent sans doute la dégénération qui se manifeste, d'après les nombreuses observations faites sur notre objet de recherches, par la diminution de volume du noyau, l'épaississement des travées vacuolaires et la disparition du nucléole. Les parois vacuolaires deviennent de plus en plus épaisses et se colorent encore plus fortement par les colorants acides: le noyau tout entier se rétracte et représente enfin une masse compacte dans laquelle on ne peut distinguer des travées que très difficilement. Cette masse nucléaire se dissout ensuite dans le cytoplasme.

Outre ce mode de dégénération, nous en avons encore observé un autre. Le noyau vacuolaire devient moins évident, sa coloration diminue, la membrane disparaît, les travées intervacuolaires s'unissent avec la charpente cytoplasmique et enfin on ne voit plus qu'une tache claire qui ressemble seulement par ses formes extérieures au noyau cellulaire. Ce corps est entouré par le protoplasme dont la structure ne diffère presque en rien de la structure du noyau dégénéré. Une dissolution complète de ces restes nucléaires se produit ensuite et il disparaît tout à fait dans le protoplasme ambiant. La dégénération du noyau est suivie de la dégénération du protoplasme; celle-ci n'a d'ailleurs pas toujours lieu, parce que le noyau dégénéré est très souvent remplacé par un autre noyau qui se trouve dans l'élément cellulaire et qui provient de l'amitose survenue dans les périodes antérieures. Beaucoup de cellules, comme nous l'avons mentionné plus haut, possèdent deux noyaux; on pourrait considérer l'un d'eux comme un »noyau de réserve«.

D'après les interprétations que nous avons données plus haut au

sujet de toutes les images observées, il est nécessaire d'admettre que tous les changements de la structure nucléaire dépendent seulement des processus qui ont lieu dans les noyaux eux-mêmes pendant leurs différents états fonctionnels, pendant la sécrétion et l'excrétion nucléaire; quand ces processus sont très actifs ils provoquent des modifications bien distinctes de la structure nucléaire.

VI. L'ergastoplasme, les cytochromosomes, — leur fonction.

Dans les lignes qui précèdent nous avons décrit les phénomènes bien évidents de la sécrétion et de l'excrétion nucléaire qui, dans certaines circonstances, quand la fonction du noyau est très active, se manifestent par des modifications bien nettes de la structure nucléaire.

La participation du noyau à la fonction sécrétoire de d'élément cellulaire entier est ici tout à fait directe; la chromatine est éliminée dans le cytoplasme environnant, surtout dans la direction de la surface cellulaire; dans le protoplasme, la chromatine se transforme dans le produit de sécrétion. Nous avons observé en outre des images qui démontrent distinctement que le noyau peut participer à la fonction sécrétrice de la cellule entérique d'une façon indirecte par l'intermédiaire de formations connues déjà depuis longtemps sous le nom d'»ergastoplasme«. Solger (147, 148) a le premier décrit des filaments de coloration spéciale, chromatique, dans les cellules des glandes séreuses; il leur a donné le nom de »filaments basaux«. De nombreux auteurs ont depuis décrit et figuré des formations semblables, le plus souvent de structure filamenteuse et de coloration caractéristique, situées dans la partie basale des cellules tout près du noyau et leur ont donné les noms d'»ergoplasme« [Davidoff (26)], d'»ergastoplasme« [Garnier (51), Limon (96) et d'autres]. Ce n'est pas seulement dans les cellules glandulaires qu'on a découvert les formations en question; de nombreux auteurs les ont également démontrées dans les autres éléments cellulaires, p. e. dans les oocytes, les cellules-mères du sac embryonnaire de certains végétaux [M. et P. Bouin (12, 13)].

Garnier (l. c.) a exécuté des recherches minutieuses sur la structure et le rôle de ces formations dans son travail sur le fonctionnement des glandes séreuses. Nous avons pu confirmer les opinions qu'il émet à ce sujet à la suite de nos recherches sur la structure

et la fonction des cellules des organes segmentaires (néphridies) des Vers de terre (104). Les filaments basaux, l'ergoplasme, l'ergastoplasme doivent être considérés comme des formations cytoplasmiques constitués de cette variété de protoplasme que PRENANT (125) appelle »protoplasme supérieur«. C'est une »substance protoplasmique spéciale, d'essence supérieure, dont la propriété la plus caractéristique réside dans la faculté d'élaborer en transformant, pour produire des matières particulières qui se déposent dans le corps cellulaire« (l. c.). Dans certaines conditions, — quand la fonction excrétrice du noyau est commencée, — les filaments en question sont imprégnés par la chromatine éliminée du noyau; aussi changent-ils leurs propriétés de structure et de coloration; ils montrent une coloration élective après l'usage des colorants basiques, dits nucléaires. Quand la formation des grains de sécrétion commence dans le cytoplasme, les formations ergastoplasmiques perdent de plus en plus la chromatine qui provoque leur changement de structure et de coloration. Elles prennent dans ces conditions la forme de filaments minces, avec parcours parallèle, colorés comme le protoplasme; c'est seulement quand la disparition de la chromatine n'est pas complète, qu'elles montrent encore une coloration plus ou moins basique. La chromatine passe de ces formations dans le cytoplasme environnant, où elle fournit le matériel pour l'élaboration des grains de sécrétion. L'ergastoplasme doit donc être considéré comme une substance intermédiaire entre le noyau et le cytoplasme; l'ergastoplasme est la condition des échanges matériels entre ces deux constituants de la cellule.

PRENANT dans son œuvre éminente sur la Biologie cellulaire (126) soutient la même opinion sur le rôle de l'ergastoplasme; il démontre les processus qui ont lieu dans l'élément cellulaire glandulaire sur une figure schématique (l. c. pag. 476 fig. 411). Celle-ci représente d'une part la direction du transport des matériaux nécessaires au fonctionnement du corps cellulaire tout d'abord, du noyau ensuite; elle représente d'autre part le transport des substances nucléaires dans le cytoplasme où elles imprègnent l'ergastoplasme; de celui-ci la chromatine passe directement dans le protoplasme, où elle constitue le matériel indispensable pour la fonction sécrétoire de l'élément donné.

Nous avons aussi observé des formations ergastoplasmiques bien distinctes dans les cellules des organes entériques. La figure 52 de la planche XXVI montre le stade fonctionnel, dans lequel l'ergasto-

plasme est imprégné très abondamment par de la chromatine nucléaire, d'où provient la coloration élective des filaments ergastoplasmiques. Ils représentent une structure granuleuse et sont composés de grains de taille variable, qui leur donne l'aspect moniliforme. Dans les parties plus internes du protoplasme, nous voyons de petits grains chromatiques qui représentent sans doute le matériel utilisé pour la formation du produit de sécrétion cytoplasmique. Les figures 56, 58 de la planche XXVII montrent les autres stades de l'évolution de l'ergastoplasme; sur ces figures il se présente sous la forme de filaments minces et lisses qui ont perdu complètement la chromatine imprégnante. Il n'y a alors aucun doute que l'ergastoplasme dans les cellules des tubes entériques présente la même structure et la même fonction que dans les autres éléments glandulaires où de telles formations ont été trouvées. C'est pourquoi il faut admettre qu'outre la participation directe du noyau à la fonction sécrétrice de la cellule entérique, il peut exister aussi une participation indirecte, par l'intermédiaire de formations ergastoplasmiques.

L'examen minutieux des cellules glandulaires des tubes entériques nous a permis de constater encore un troisième mode de participation du noyau à la fonction sécrétoire des éléments cellulaires. Dans certains éléments glandulaires, nous avons rencontré des formations nettement chromatiques sur lesquelles nous voulons insister maintenant.

C'est surtout dans les cellules entériques de l'éspèce *Idothea* que nous avons observé dans le cytoplasme des corps figurés en forme de filaments ou plutôt de cordons d'épaisseur assez grande, de longueur variable, de parcours rectiligne ou plus souvent flexueux, qui montrent quelquefois des ramifications minces, par lesquelles ils peuvent s'unir pour former une sorte de réseau partiel. Sur le parcours de ces filaments nous apercevons des épaississements de taille variable; aussi leur calibre n'est-il pas le même dans toute leur longueur. Les filaments en question, dont le nombre varie d'un élément à l'autre, se trouvent disséminés dans le cytoplasme d'une façon tout à fait irrégulière; ils occupent d'ordinaire les parties voisines du noyau cellulaire qu'ils entourent souvent en une quantité considérable comme une couronne filamenteuse. Certains de ces filaments s'approchent tout près du noyau, de telle sorte qu'on a l'impression qu'ils se soudent avec la membrane nucléaire.

La propriété la plus remarquable de ces formations est leur coloration élective par tous les colorants basiques, dits nucléaires; ils se teignent en violet-foncé par l'hématoxyline alunée, en noir plus ou moins intense par l'hématoxyline ferrique. La figure 58 de la planche XXVII représente un élément qui montre de telles formations bien visibles dans le cytoplasme.

La structure de ces corps n'est pas tout à fait uniforme. La coloration double avec deux colorants, acide et basique, ou la décoloration plus forte à l'alun de fer, démontrent que toutes les parties de ces formations ne retiennent pas de la même façon le colorant basique. On reçoit l'impression que les filaments en question sont constitués de deux substances différentes, l'une acidophile qui semble former la matière fondamentale ou de soutien, l'autre basophile qui imprègne plus ou moins abondamment la première. L'imprégnation n'est pas toujours uniforme; dans certains points, la substance imprégnante forme des amas plus volumineux, c'est pourquoi ces endroits montrent une coloration plus intense et semblent être composés de grains de taille variable ou d'une masse finement granuleuse, fortement colorée. Dans les autres parties, les filaments présentent une imprégnation assez uniforme et on ne peut y déceler aucune structure. Les coupes transversales de ces formations montrent aussi qu'elles sont composées de deux substances, dont l'une se trouve au centre et présente une faible coloration plutôt par les teintures acides, et dont l'autre constitue une couche corticale pour la première et se colore par les teintures basiques. Les formations en question diffèrent distinctement du cytoplasme environnant par leur propriété de se colorer par les colorants basiques; aussi les voit-on très bien sur le fond acidophile de la préparation. Toutes les propriétés que présentent les formations décrites, c'est à dire leur coloration élective, leur structure, leur constitution par deux substances différentes, dont la basophile imprègne l'acidophile, permettent de conclure que la substance basophile répond à la chromatine nucléaire qui est éliminée du noyau et prend part, concurremment avec le protoplasme, à la formation de ces corps.

Le développement de ces corps figurés dans le cytoplasme des éléments entériques est évidemment variable d'un élément à l'autre; tantôt ils sont très abondants et parcourent le protoplasme entier dans tous les sens; tantôt leur nombre est plus restreint et dans ce cas ils se rencontrent seulement dans les parties les plus voisines du noyau. Nous avons aussi constaté que les formations décrites se

trouvent en quantité considérable seulement dans les cellules dont le protoplasme montre une structure finement granuleuse et ne présente aucune trace de fonction sécrétoire; le nombre de ces corps diminue de plus en plus avec l'apparition des vacuoles sécrétoires pour disparaître enfin complètement quand la cellule se remplit de vacuoles sécrétrices. Dans ces conditions, on ne les voit que dans le voisinage immédiat du noyau et dans la partie basale de la cellule. Ils modifient alors leur coloration, ils ne se colorent plus si intensement par les colorants basiques, mais montrent une coloration basique faible ou même acide.

D'après toutes ces observations, on doit supposer que les formations décrites restent dans une certaine relation avec l'activité sécrétoire de la cellule et que leur développement se modifie suivant les divers états fonctionnels des éléments examinés; dans les cellules au repos ces corps sont très nombreux et montrent une basophilie évidente, dans les cellules en activité leur nombre et leur basophilie diminue. Il est donc vraisemblable de supposer que ces formations, composées comme nous l'avons vu, de deux substances: l'une acidophile — plasmatique, et l'autre basophile — nucléaire, fournissent le matériel indispensable pour la sécrétion cytoplasmique, ce qui cause leur diminution ou même leur disparition complète.

Quelle signification faut-il attribuer aux formations décrites et figurées dans la figure 58 de la planche XXVII? La réponse n'est pas facile, parce que nous n'avons pu poursuivre pas à pas, sur les préparations examinées, l'origine de ces formations, les processus qu'ils subissent pendant la fonction sécrétoire, leur rapport avec le noyau, leur rôle exact pour la formation des vacuoles sécrétrices. On pourrait donc les considérer tantôt comme des formations ergastoplasmiques ou leurs dérivés, tantôt comme des formations filamenteuses observées dans les divers éléments cellulaires et connues sous les noms de pseudochromosomes, centrophormia, trophospongia, appareil mitochondrial et beaucoup d'autres, ou enfin comme appareil chromidial. Un examen différentiel nous permettra peut-être de découvrir leur signification propre.

La première supposition peut être rejétée très facilement, car, en premier lieu, la position des filaments ergastoplasmiques seulement dans la partie basale des cellules ne correspond pas avec la répartition des formations décrites; ensuite ils n'ont pas la structure de l'ergastoplasme, dont les composants se présentent d'ordinaire comme des fibrilles minces, qui changent d'épaisseur à cause de leur im-

prégnation par de la chromatine nucléaire. D'ailleurs, l'examen minutieux de la figure 58 démontre qu'auprès des formations décrites, dans le protoplasme de la partie basale de la cellule nous voyons aussi des filaments minces, rectilignes, parallèles, qui présentent sans doute des filaments ergastoplasmiques, qui ont déjà perdu la chromatine imprégnante. Le caractère de ces deux structures cytoplasmiques est tout à fait différent. La comparaison des figures 52 et 58, dont la première représente l'ergastoplasme, fait ressortir des différences encore plus grandes, et ne permet pas d'identifier ces deux espèces de différenciations cytoplasmiques. Nous ne pouvons non plus considérer ces corps comme des dérivés de l'ergastoplasme. D'après les recherches de GARNIER (l. c.) l'ergastoplasme peut constituer, aprés l'élimination de chromatine qui a passé dans le cytoplasme pour y prendre part à la formation des grains de sécrétion, des masses résiduelles qui »contribuent à former des paranuclei«, des corps sphériques ou ovalaires, colorés basiquement qui occupent toujours les parties basales de la cellule.

Des différenciations filamenteuses de forme et de configuration variable ont été observées dans les éléments à fonction très diverse. Il serait trop long de s'occuper de toutes ces différenciations décrites et connues sous les noms de »centrophormia« (BALLOWITZ), de »Centralkapsel« ou »pseudochromosomes« (HEIDENHAIN), de »trophospongia« (HOLMGREN), d'»apparato reticolare« (GOLGI, CAJAL, VERATTI), car ces formations ne répondent en rien aux corps que nous avons observés. Nous voulons plutôt passer à des différenciations qui pendant ces dernières années ont été recherchées soigneusement et découvertes dans divers éléments cellulaires. BENDA (6) est le premier qui ait attiré l'attention sur ces formations; il leur a donné le nom de »chondriomites« ou »mitochondria«. Il les a étudiées dans les cellules séminales et glandulaires.

Les formations décrites par BENDA (l. c.) ont été constatées dans plusieurs éléments glandulaires et séminaux et les auteurs qui se sont occupés de ces recherches émettent diverses hypothèses quant à leur signification. Les uns les identifient avec d'autres différenciations cytoplasmiques comme p. e. avec l'ergastoplasme, avec les pseudochromosomes (BOUIN P. [11]), les autres croyent que ces deux sortes de formations ne peuvent être comparées parce qu'elles représentent des choses tout à fait différentes (REGAUD et MAWAS [130]).

Nous trouvons aussi de nombreuses observations sur ces formations dans les travaux de MEVES (108) et de DUESBERG (31). Le dernier auteur

propose pour ces diverses formations mitochondriales le nom commun d'»appareil mitochondrial«. Elles se caractérisent par leur forme et leur coloration élective. Quant à leur forme, elle peut changer d'un élément à l'autre: tantôt les mitochondria apparaissent comme des grains qui souvent s'alignent en forme de chapelets ou même s'unissent et constituent des filaments plus ou moins longs, dont le parcours est tantôt rectiligne tantôt flexueux, ou forment des corps plus volumineux et compactes. Comme MEVES (l. c.) l'a démontré, le »Nebenkern« des cellules séminales provient de la condensation des chondriomites. La répartition de ces corps dans le protoplasme cellulaire est très variable; elle est le plus souvent tout à fait irrégulière, ou bien les chondriomites peuvent s'amasser en des ilots composés de plusieurs filaments. Quant à la coloration, les mitochondres se colorent par des méthodes spéciales indiquées par BENDA (7), mais l'hématoxyline ferrique donne aussi de bons résultats. La coloration n'est pas nettement caractéristique de ces formations, car des corps qui n'ont aucun rapport avec les mitochondres, montrent aussi les mêmes propriétés de coloration.

Quant à la signification de l'appareil mitochondrial, les auteurs précités le considèrent comme un constituant important et permanent de la substance cellulaire. MEVES (l. c.) croit que les chondriosomes sont une partie de la charpente cytoplasmique et répondent à la masse filaire (Filarmasse) de FLEMMING; il suppose aussi que les granules d'ALTMANN sont homologues des mitochondres, parce qu'ils se présentent très souvent sous l'aspect de grains alignés. Quant au rôle, qu'il faut attribuer aux chondriosomes, il est d'après MEVES (l. c.) très important. »Alle Differenzierungen, so heterogen sie sind, entstehen nun durch Metamorphose eines und desselben elementaren Plasmabestandteiles, der Chondriosomen. Die Chondriosomen sind das den Differenzierungsprozessen zugrunde liegende materielle Substrat . . .« Les chondriosomes produisent toutes les structures filamenteuses dans les cellules épithéliales, puis les fibrilles dans les cellules musculaires lisses et striées, les neurofibrilles, les fibres de neuroglie, les fibres du tissu de soutien; enfin ils peuvent prendre part aussi à la fonction sécrétoire des éléments glandulaires.

Les recherches exécutées par MEVES (l. c.) sur les cellules des embryons de poulet, dans lesquelles il démontre la présence de chondriosomes qui y forment »Anlagesubstanz für die verschiedensten Faserstrukturen« ont servi à l'auteur pour exprimer l'opinion que les mitochondres prennent part à la fécondation et que les chondriosomes

des cellules embryonnaires proviennent de ces formations qui étaient renfermées dans l'œuf et le spermatozoide. C'est pourquoi il croit que les chondriosomes représentent dans la cellule »eine cytoplasmatische Vererbungssubstanz«.

Après avoir décrit plus complètement toutes les propriétés et le rôle probable que joue l'appareil mitochondrial dans les divers éléments cellulaires, nous essayerons maintenant de comparer les corps figurés décrits par nous avec les chondriosomes. Il nous semble qu'on ne peut pas identifier ces deux formations. Comme le prouvent les figures des auteurs précités, les chondriosomes se présentent comme des grains ou filaments assez minces, de contour lisse, de coloration forte, qui ne se ramifient pas. La figure 58 de notre mémoire montre suffisamment une configuration tout à fait autre. Nous y voyons des filaments épais, avec un contour éffacé, qui se ramifient souvent et même forment un réticulum partiel. En outre les chondriosomes sont des organes permanents de la cellule, tandis que les formations décrites par nous se trouvent seulement dans certains états fonctionnels de la cellule; elles apparaissent dans la cellule en repos et disparaissent quand elle commence à produire la sécrétion. D'ailleurs nous avons en vain recherché l'existence de différenciations semblables dans les éléments des autres animaux dont nous avons examiné les tubes entériques. Elles diffèrent aussi des chondriosomes par leur mode de coloration; elles se colorent p. e. très distinctement par l'hématoxyline alunée, donc avec le colorant qui ne différencie pas les chondriosomes dans le cytoplasme. C'est pourquoi nous croyons que les formations décrites par nous ne répondent pas aux formations mitochondriales.

D'ailleurs il nous semble que la nature des chondriomites, bien qu'ils aient été démontrés dans de nombreuses cellules animales et végétales, est encore énigmatique et il ne manque pas d'opinions contraires sur la signification de ces formations cytoplasmiques. Nous voulons mentionner ici l'opinion de Vejdovsky (154) qui dans son interéssant travail sur la maturation et la fécondation considère les diverses structures cytoplasmiques décrites sous les noms de pseudochromosomes, centrophormia, Centralkapsel, Archoplasmaschleifen, chondriomites etc. comme des stades successifs de la dégénération du centroplasme et des filaments astériens. Il n'est donc pas d'accord avec les opinions émises sur la spécifité des formations mitochondriales.

Examinons encore une dernière supposition sur la signification

des formations décrites, c'est à dire, si elles correspondent aux différenciations spéciales d'origine nucléaire, auxquelles R. HERTWIG (74, 75, 76) a donné le premier le nom de »chromidium«. Cet auteur désigne sous cette dénomination les granulations chromatiques rencontrées dans le protoplasme de certains protozoaires, dont il a démontré avec certitude l'origine nucléaire. Chez les Monothalamies, le chromidium apparaît sous la forme de réseau chromidial, aux dépens duquel peuvent se reconstituer de nouveaux noyaux. Les recherches de R. HERTWIG ont été vérifiées par beaucoup d'auteurs chez d'autres protozoaires (SCHAUDINN); on a démontré aussi que le chromidium est un appareil important pour la vie et le fonctionnement de ces êtres unicellulaires. R. HERTWIG (l. c.) admet que l'activité fonctionnelle considérable de la cellule cause l'hypertrophie de la substance nucléaire ce qui rend la fonction cellulaire difficile. Le noyau hypertrophié se débarasse alors de la chromatine par élimination de celle-ci dans le cytoplasme, où elle forme le chromidium. Il suppose aussi que la formation du chromidium peut avoir lieu dans les éléments des êtres supérieurs, où la fonction cellulaire est très active.

Et en réalité GOLDSCHMIDT (57) a démontré que, dans les divers éléments (cellules musculaires et épithéliales) des Nematodes (*Ascaris lumbricoides et megalocephala*) apparaissent dans certains états fonctionnels des formations bien nettes, caractéristiques par leur forme et coloration, auxquelles il donne le nom d'»appareil chromidial«. Elles se présentent sous la forme de filaments assez épais, tortueux, qui parcourent le cytoplasme en tous sens sans s'anastomoser. Les filaments se divisent fréquemment et donnent naissance à des fibrilles beaucoup plus minces qui peuvent s'entrecroiser et former une sorte de réseau éffacé. Les filaments en question entourent le plus souvent le noyau de tous côtés, de telle sorte qu'on reçoit l'impression que le noyau est emboité dans un nid formé de filaments.

Quant à la structure de ces formations chromidiales, elle n'est pas tout à fait uniforme; les coupes transversales de ces filaments montrent que leur milieu est clair et que l'ecorce est plus fortement colorée; on peut aussi apercevoir souvent qu'ils sont composés de grains de taille variable. La coloration de ces corps est tout à fait identique avec la coloration de la chromatine nucléaire; c'est pourquoi l'auteur suppose que l'appareil chromidial est constitué de chromatine éliminée du noyau. Le nombre de ces filaments change d'un élément à l'autre; dans telle cellule, ils apparaissent en une quan-

tité très considérable, dans telle autre leur nombre est beaucoup plus restreint. Ce phénomène d'après l'opinion de l'auteur reste en rapport avec l'état fonctionnel dans lequel se trouvent les éléments examinés.

Quant aux relations de l'appareil chromidial avec le noyau, Goldschmidt (l. c.) suppose qu'elles doivent être très intimes. Il a vu des filaments chromidiaux se souder avec la surface du noyau jusqu'au point, que la membrane nucléaire dans cet endroit fait complètement défaut; la substance du chromidium semble alors prendre naissance directement du noyau, de sa substance chromatique, ce que prouve suffisamment la coloration identique de la chromatine nucléaire et de la substance qui constitue l'appareil chromidial.

Les propriétés de coloration de l'appareil chromidial, la comparaison de celui-ci aves les autres différenciations cytoplasmiques, son mode d'apparition dans les éléments cellulaires surtout pendant certains états fonctionnels, — tout cela fait admettre le caractère spécial des formations chromidiales, qui jouent un rôle important dans les processus fonctionnels de l'élément cellulaire.

Les observations précises sur l'appareil chromidial dans les cellules des Nematodes et chez les protozoaires ont permis à l'auteur d'exprimer l'opinion suivante quant à sa signification et à son rôle dans l'élément cellulaire. L'appareil chromidial prend naissance aux dépens du noyau; il est constitué par de la substance chromatique, comme le témoigne suffisamment sa coloration spécifique; il se différencie surtout dans les cellules dont la fonction (glandulaire, absorbante, formative etc.) est très intense. La substance de l'appareil chromidial se dissout dans les parties les plus éloignées du noyau afin de fournir le matériel pour les produits qu' élabore le cytoplasme; c'est pourquoi la fonction prolongée de l'élément cellulaire cause la diminution de nombre des formations chromidiales dans le cytoplasme jusqu'à ce point, qu' après l'épuisement complet de la cellule, le chromidium disparaît complètement. Le rôle de l'appareil chromidial, d'après les recherches de Goldschmidt (l. c.) serait donc le même que celui qu'on attribue à toutes les formations, décrites dans les divers éléments, qui président aux échanges entre le noyau et le protoplasme, comme nous l'admettons p. e. pour l'ergastoplasme, l'ergoplasme, les filaments basaux etc. Entre ces formations et le chromidium il existe seulement une différence; c'est que les premières sont des différenciations cytoplasmiques qui dans certaines conditions sont imprégnées par de la chromatine, tandis que l'appareil chromidial représente la substance chromatique propre, qui fournit au

protoplasme les matériaux qui lui sont nécessaires pour sa vie et ses divers processus fonctionnels. GOLDSCHMIDT admet ce rôle et identifie les formations mitochondriales et les autres différenciations cytoplasmiques filamenteuses, dont nous avons parlé plus haut avec l'appareil chromidial.

La comparaison de l'appareil chromidial avec le chromidium ou réseau chromidial décrit chez les protozoaires par R. HERTWIG, SCHAUDINN et d'autres permet à l'auteur de tirer de ses recherches des conclusions d'une portée plus générale. Il considère que le chromidium est composé de la trophochromatine qui est sortie du noyau et a passé dans le cytoplasme, où elle remplit certaines fonctions. Le noyau cellulaire serait alors constitué dans de tels éléments seulement d'idiochromatine (chromatine germinative). Chaque cellule animale possède en réalité deux noyaux, le noyau somatique et l'autre germinatif. Le premier accomplit les fonctions végétatives de l'élément cellulaire, il intervient dans le métabolisme et le mouvement de la cellule; l'autre contient les substances de l'hérédité et possède encore les propriétés de former le noyau somatique. Ces deux espèces de noyaux sont d'ordinaire réunis dans un corps nucléaire — amphinucleus, — mais la séparation peut avoir lieu à un plus ou moins dégré. Le plus souvent nous avons affaire à une séparation partielle, la partie végétative, la plus grande du noyau ou appareil chromidial se trouve dans le cytoplasme. D'ailleurs cette séparation se manifeste seulement quand la partie somatique du noyau passe dans le cytoplasme pour y former le chromidium. Dans les cellules glandulaires ce phénomène se produit périodiquement; dans les autres éléments il se manifeste seulement dans certains états fonctionnels. D'après toutes ces observations l'auteur admet l'hypothèse de la binucléarité des éléments cellulaires.

Les mêmes opinions quant à la signification de chromidium ont été aussi soutenues par REICHENOW (132): celui-ci a observé ces formations dans les cellules épithéliales de l'intestin des têtards de grenouille. Le protoplasme de la partie interne de la cellule présente des masses granuleuses ou filamenteuses ou composées de petits bâtonnets ramifiés, de même coloration que la chromatine nucléaire. L'examen minutieux des préparations provenant d' animaux nourris et à jeun a démontré que chez les premiers le chromidium est bien développé, tandis que chez les autres il fait complètement défaut. Il croit donc que l'intensité de la fonction cellulaire provoque le passage de la chromatine dans le cytoplasme en quantité plus con-

sidérable; elle y produit l'appareil chromidial dont la substance est ensuite utilisée pour la formation des grains de sécrétion.

Moroff (112) exprime aussi des opinions semblables sur la signification de l'appareil chromidial; cet auteur a étudié la structure et la fonction du noyau et du nucléole pendant les fonctions végétatives chez les Coccidies, espèce *Aggregata*.

Il admet la nature chromatique, nucléaire des diverses différenciations qu'on rencontre dans le cytoplasme des cellules glandulaires, connues sous les noms de chromidium, d'appareil chromidial, de formations ergastoplasmiques, de filaments basaux etc. et suppose qu'elles jouent un rôle important dans la production de la sécrétion. Il croit que toutes ces formations sont constituées de trophochromatine. — Dans ses conclusions générales, il exprime l'hypothèse que chez les métazoaires, les noyaux des cellules somatiques contiennent seulement la trophochromatine, nécessaire à leurs fonctions sécrétoires et formatives, tandis que l'idiochromatine est renfermée seulement dans les noyaux des cellules des organes reproducteurs.

Les recherches de Goldschmidt (l. c.) ont été vivement critiquées par Vejdovsky (l. c.) et Dobell (29). Vejdovsky rapporte les images des filaments chromidiaux à des filaments de soutien différenciés dans le cytoplasme, dont la répartition reste en rapport avec l'activité des centrioles. Les figures que donne Goldschmidt sont considerées comme des artefacts dûs à l'excitation prolongée des Vers et à la fixation des animaux coupés en morceaux. Les filaments de soutien dont le parcours est ordinairement rectiligne, deviennent flexueux, tortueux à cause de la contraction des cellules; on ne voit sur les préparations que les parties des filaments cytoplasmiques qui ont été déchirés par une fixation défectueuse. Vejdovsky affirme aussi que la coloration semblable à celle de la chromatine ne prouve pas l'identité de ces deux corps, car les méthodes de coloration dont s'est servi Goldschmidt colorent de la même façon la chromatine et les autres différenciations cytoplasmiques. Vejdovsky affirme encore que l'appareil chromidial dans les cellules des Métazoaires n'existe pas, c'est pourquoi l'hypothèse de la binucléarité de leurs cellules doit être rejetée. Il suppose aussi que les formations décrites chez les protozoaires sous le nom »chromidia« représentent des différenciations bien variables, et il croit qu'il est nécessaire d'étudier plus minutieusement toutes ces formations et leurs rapports avec le noyau et la fonction cellulaire.

Dobell (29) adopte la même opinion que Vejdovsky: pour lui

l'appareil chromidial décrit par GOLDSCHMIDT représente »really scattered remnants of centroplasmic fibrils or their derivatives — properly speaking, not nuclear chromatine at all. Consequently, I believe that any hypothesis which is based upon the assumption of their nuclear nature has a very insecure foundation«. Il croit aussi que sous le nom de »chromidium« on a décrit des formations bien différentes en s'appuyant sur leur ressemblance morphologique. D'après lui, le chromidium peut représenter tantôt la chromatine dans les cellules dont le noyau ne constitue pas un corps unique, tantôt les produits du métabolisme cellulaire — nucléaire ou cytoplasmique, tantôt le produit de la décomposition du noyau après la dégéneration ou la mort de la cellule, tantôt enfin un stade dans le processus de division nucléaire multiple. Il rejette aussi l'hypothèse de binucléarité, car »the facts relating to chromidia are not yet sufficiently strong«.

Que représentent donc les formations que nous avons observées sur les préparations des cellules entériques d'*Idothea*?

Comme nous l'avons vu, VEJDOVSKY (l. c.) et DOBELL (l. c.) nient absolument l'existence du chromidium dans les cellules des Métazoaires; ils considèrent les formations désignées sous le nom de »chromidium« comme des appareils de soutien ou comme des résidus qui proviennent de la dégénération du centroplasme et des fibres astériennes.

Il faut avouer que, jusqu'à un certain point, ces auteurs pourraient avoir raison; les fibrilles de soutien que nous avons également observées dans les cellules des organes entériques et beaucoup plus distinctement dans celles de l'intestin moyen, se présentent sous la forme de filaments rectilignes ou flexueux, de structure uniforme ou quelquefois moniliforme, et montrent la même coloration élective que la chromatine nucléaire (coloration à l'hématoxyline ferrique). Dans les cellules de l'intestin, leur nombre est très grand et ils parcourent en direction axiale toute la longueur de l'élément; ils sont moins abondants dans les cellules entériques et ils ne se rencontrent d'ordinaire que dans les parties latérales des éléments. De tels filaments de soutien ont été observés plusieurs fois dans diverses cellules par de nombreux auteurs. HEIDENHAIN (64) les a décrits dans les cellules épithéliales de l'intestin chez la grenouille et la salamandre; nous-même (104) avons fait une déscription minutieuse d'un appareil de soutien bien développé, différencié dans les cellules trouées des néphridies du Ver de terre, où les filaments de soutien sont extrèmement nombreux. Étant donné le rôle de ces formations, nous leur avons

donné le nom de »tonomitomes« et les avons considérées comme formées d'un protoplasme spécial auquel PRENANT (l. c.) donne le nom de »protoplasme supérieur«. La propriété caractéristique de ces formations est leur coloration tout à fait identique à celle de la chromatine nucléaire.

Mais le caractère de ces deux types de formations est tout à fait autre; on ne peut pas les identifier à aucun point de vue. La répartition et le parcours flexueux des formations décrites ne peuvent être rapportés à de mauvaises fixations. On aperçoit les mêmes images après l'action de tous les fixateurs; les cellules ne montrent aucune rétraction, ce qui permettrait d'interpréter le parcours flexueux de ces filaments. Enfin la structure de ces formations, constituées de deux substances, l'une cytoplasmique et l'autre qui par ses propriétés de coloration, rappelle la chromatine nucléaire, fait admettre l'opinion qu'elles représentent des différenciations cytoplasmiques qui ont été imprégnées par la chromatine éliminée du noyau. Que nous leur donnions le nom de »chromidium« ou d'»appareil chromidial« ou de »corps chromatiques« ou de »cytochromosomes«, — cela présente moins d'importance. Un fait est tout à fait sûr: c'est que ces formations ne proviennent pas entièrement du noyau. Ce sont des différenciations cytoplasmiques et la chromatine éliminée du noyau les imprègne seulement et leur donne pendant certaines périodes les propriétés qu'elles possèdent. Telle est la cause du changement de structure et de coloration que présentent ces formations.

La chromatine imprègne en réalité ces formations cytoplasmiques, comme le prouve leur changement de coloration; tantôt elles sont acidophiles, tantôt elles deviennent basophiles. Ce n'est pas la coloration par l'hématoxyline ferrique qui démontre ce fait avec une nettété suffisante, car ce colorant possède la propriété de colorer outre chromatine nucléaire, beaucoup d'autres différenciations cytoplasmiques qui n'ont aucun rapport avec le noyau cellulaire. Mais la coloration par toutes les solutions d'hématoxyline donne des résultats très nets qui ne laissent aucun doute sur la constitution des substances qui forment les filaments en question. Leur structure plaide aussi en faveur de l'opinion que nous soutenons; certaines parties sont tout à fait homogènes, les autres sont composées de grains ou de masses irrégulières; c'est pourquoi l'intensité de la coloration se modifie. La chromatine qui imprègne les formations lininiennes à l'intérieur du corps nucléaire possède les mêmes propriétés. A cause de cette ressemblance des formations en question avec les parties

chromatiques du noyau, nous préférons leur donner le nom de »cytochromosomes« qui désigne leur origine aux dépens du cytoplasme et de la chromatine nucléaire.

Comme nous avons démontré de façon précise que la chromatine est éliminée du noyau dans le cytoplasme pendant la fonction sécrétoire de ce dernier, où elle donne le matériel pour la formation du produit de sécrétion, on peut supposer que les différenciations cytochromatiques jouent le rôle des corps dans lesquels la chromatine éliminée pourrait être emmagasinée pendant quelque temps avant de passer lentement dans le cytoplasme. Le rôle de ces formations serait donc semblable à celui de l'ergastoplasme; le cytoplasme reçoit ses matériaux fonctionnels par l'intermédiaire de ces différenciations cytoplasmiques. Cette opinion permet de comprendre le développement, la diminution et le changement de coloration de ces formations dans les éléments qui fonctionnent.

Ces observations nous font donc considérer les formations en question comme des différenciations cytoplasmiques spéciales, imprégnées par la chromatine éliminée du noyau, et qui accomplissent le rôle des magasins pour cette substance; elle est ensuite transportée dans le cytoplasme. — C'est le troisième mode de participation du noyau à la fonction sécrétoire de la cellule entérique.

Nos observations ne nous permettent pas de résoudre la question de savoir si la chromatine eliminée dans le cytoplasme des cellules entériques représente trophochromatine, — le noyau somatique d'après Goldschmidt, ou le mélange de deux chromatines qui constituent le noyau. Suivant les opinions de Goldschmidt et de Moroff, il faudrait admettre que les noyaux des cellules entériques sont constitués seulement de trophochromatine, car comme le montrent de nombreuses images (noyaux vacuolaires), toute la chromatine peut passer du noyau dans le cytoplasme. Les noyaux de ces éléments seraient donc complètement débarassés de leur chromatine gérminative. Nous ne trouvons d'ailleurs aucun appui dans nos recherches pour l'hypothèse de la binucléarité des cellules.

C'est en cet endroit que nous voulons encore brièvement mentionner une particularité que nous avons observée quelquefois dans les noyaux examinés. Nous avons constaté la présence d'une grande vacuole dans l'intérieur du corps nucléaire; elle possède une paroi chromatique mince et est remplie d'une substance finement granuleuse colorée par les teintures acides. Une telle vacuole est montrée par le noyau représenté dans la figure 23 de la planche XXV. Quelle

signification faut-il attribuer à cette particularité de structure? Peut-on comparer ces vacuoles à des tubes ou vacuoles nucléiniens dans lesquels se forment les grains de sécrétion, comme l'a démontré Mme Phisalix-Picot (l. c.) dans les noyaux des cellules des glandes à venin chez la salamandre? Nous n'avons observée que rarement de telles vacuoles et nous n'avons pu savoir si elles s'ouvrent ou non à l'extérieur du noyau; c'est pourquoi la signification de ces vacuoles nous reste complètement inconnue. —

VIII. Résumé sur le mécanisme de sécrétion et d'excrétion nucléaire.

Après avoir décrit en détail les diverses images que présentent les noyaux examinés et donné l'interprétation des faits observés nous voulons maintenant résumer brièvement les résultats de nos recherches et décrire le mécanisme de la fonction sécrétoire et excrétrice du noyau.

Les tubes entériques des Isopodes, organes dans lesquels s'accomplissent les processus de digestion et d'absorption des aliments, sont tapissés par une seule couche de cellules épithéliales de grand volume, dont chacune possède un ou deux noyaux de taille considérable. Dans ces éléments ont lieu des processus sécrétoires très nets auxquels prennent part le cytoplasme et le noyau cellulaire. Tous les changements de structure que subissent les noyaux doivent être rapportés uniquement à leurs divers états fonctionnels.

La structure de la plupart des noyaux est granuleuse; les grains chromatiques remplissent toute la cavité nucléaire de telle sorte qu'on ne voit pas d'autres substances nucléaires. Mais elles existent dans ces types nucléaires; comme les observations le prouvent, chaque grain chromatique est constitué d'un grain de linine imprégné par la substance chromatique. La structure granuleuse, surtout la structure granuleuse à petits grains, doit être considérée comme typique pour les noyaux des cellules entériques. De cette structure on peut déduire toutes les autres que nous avons décrites et figurées. Il est vrai que les divers types nucléaires diffèrent tellement de la structure typique qu'il est assez difficile de les ranger en un cycle évolutif continu: mais la comparaison des images transitoires plus ou moins semblables permet de les réunir et de les considérer comme consécutives à la structure granuleuse.

Les petits grains chromatiques s'unissent, s'accolent et s'accroissent évidemment jusqu'à ce qu'ils forment des grains de volume bien con-

sidérable, ou même des sphères ou des corps volumineux de forme variable. A cette augmentation de volume est liée la condensation de la substance chromatique, que se manifeste par une coloration beaucoup plus intense de ces corps; la chromaticité du noyau augmente. Le nombre des grains diminue avec leur augmentation de volume. Dans ces conditions la structure du noyau subit des changements évidents: entre les grains qui ne remplissent plus toute la cavité nucléaire, apparaissent de plus en plus nettement des filaments d'abord minces, ensuite plus épais, qui s'entrecroisent en divers sens et forment un réticulum dont les points nodaux sont occupés par les grains chromatiques. Outre ces accumulations de chromatine dans les points nodaux, nous voyons encore cette substance imprégner les filaments du réticulum; ce fait cause leur changement de coloration, d'acidophile elle devient basophile. Le noyau granuleux change sa structure de cette façon et devient réticulaire; le réticulum est constitué d'une substance différente de la chromatine, c'est á dire, de linine ou plastine nucléaire des auteurs. La chromatine est répartie de façon diverse dans cette substance; c'est pourquoi la configuration de ce réticulum nucléaire et du noyau tout entier, — comme nous le voyons dans les figures — varie d'un élément nucléaire à l'autre.

Dans les noyaux granuleux et réticulaires, on rencontre quelquefois parmi les grains chromatiques ou dans les mailles du réticulum des grains de taille plus petite et acidophiles. Nous avons ainsi observé dans les noyaux de structure granuleuse, auprès des grains chromatiques, d'autres de même taille et de même forme colorés nettement par les colorants acides. Des observations minutieuses nous semblent avoir justifié l'opinion que les grains acidophiles représentent la linine ou plastine qui sert de substratum pour la substance chromatique. Le suc nucléaire, qu'on voit plus nettement surtout dans les noyaux réticulaires, a l'air d'une masse amorphe ou finement granuleuse, dont la coloration est tantôt acide tantôt basique, ce qui dépend des substances qui s'y trouvent en dissolution. Quand il est composé de substances albuminoides, il prend avec le plus d'avidité les colorants acides: quand la nucléine s'y trouve dissoute, il prend alors surtout les colorants basiques.

Les phénomènes qui ont lieu dans les noyaux granuleux et réticulaires et qui restent en relation avec la fonction sécrétoire du noyau, est la vacuolisation des grains et des filaments lininiens imprégnés par la substance chromatique. Les grains prennent la forme

de vacuoles avec paroi chromatique; les filaments se creusent dans leur intérieur et se présentent comme des tubes clairs, dont la surface seulement retient la coloration basique. Très souvent les grains et les tubes vacuolisés sont unis ensemble par de minces filaments lininiens; le noyau peut alors représenter un réseau chromatique vacuolisé. La vacuolisation des grains ou des filaments détermine le passage de la chromatine dans le suc nucléaire, ce qui cause la basophilie de celui-ci. Cette chromatine dissoute peut s'amasser sous la forme de masses granuleuses dans certains endroits du corps nucléaire, le plus souvent dans la partie dirigée vers la lumière du canal sécréteur. Quand la vacuolisation atteint tous les grains chromatiques du noyau, la structure de celui-ci se transforme de granuleuse en vacuolaire. Les vacuoles ont une forme assez régulière et possèdent des parois tantôt plus épaisses et alors basophiles, tantôt plus minces et acidophiles. Ces changements de coloration dépendent uniquement de l'imprégnation des parois vacuolaires par la chromatine nucléaire, qui après quitte les parois pour passer dans l'intérieur des vacuoles.

Les vacuoles qui constituent les noyaux vacuolaires renferment tantôt une substance amorphe ou finement granuleuse, colorée par les teintures acides ou basiques, tantôt des grains de volume assez considérable qui prennent les colorants basiques. Ces masses ou grains intravacuolaires basophiles représentent sans doute la substance chromatique. Ces corps figurés se trouvent seulement dans les noyaux dont les vacuoles montrent une coloration acide de leurs parois; ils occupent toutes les vacuoles ou seulement celles de la partie du noyau dirigée vers la lumière du canal sécréteur. Les vacuoles de la partie basale du noyau sont vides ou remplies d'une masse finement granuleuse acidophile.

Les grains chromatiques intravacuolaires traversent, après avoir subi une dissolution, les parois des vacuoles dans la direction de la base du noyau vers la partie opposée; ils passent ensuite dans le cytoplasme où nous les voyons tout d'abord condensés sous forme d'une masse granuleuse ou amorphe, fortement colorée par les teintures basiques, qui coiffe la surface nucléaire. C'est le stade de passage de la chromatine dans le protoplasme cellulaire, — le phénomène d'excrétion nucléaire.

Après l'élimination de toute la chromatine, le noyau représente une masse spongieuse dont les travées sont minces, délicates et prennent seulement les colorants acides. Les cavités des vacuoles

sont tout à fait vides, claires ou remplies d'une masse finement granuleuse ou amorphe qui prend les colorants acides. Nous rencontrons très souvent de tels noyaux dans les cellules des tubes entériques, dans des éléments qui ne montrent d'ailleurs aucune trace de dégénération.

Nous avons essayé plus haut de démontrer que les noyaux qui montrent ce dernier dégré d'épuisement excrétoire peuvent, dans les conditions favorables, régénérer leur chromatine et fonctionner de nouveau, plusieurs fois peut-être. Les noyaux qui se trouvent dans des conditions moins favorables subissent la dégénération qui est suivie ou non de la dégénérescence de l'élément cellulaire tout entier.

Outre ce mode d'élimination de la chromatine dissoute en quantité très considérable, ce qui entraîne toujours des changements très évidents de la structure nucléaire nous avons pu observer le passage de grains séparés très fins, de véritables chromioles par la membrane nucléaire. Ils quittent tout d'abord les grains de linine qu'ils ont imprégné, passent dans le suc nucléaire, où on les voit très bien, et ensuite dans le cytoplasme.

Le transport direct de la chromatine dans le cytoplasme se fait de la façon décrite; nous avons observé encore un mode indirect, qui se produit quand la chromatine éliminée imprègne d'abord les formations ergastoplasmiques ou les cytochromosomes qui emmagasinent pendant quelque temps cette substance pour la céder ensuite au protoplasme. La chromatine éliminée du noyau, comme nous avons pu le démontrer dans des conditions favorables, donne le matériel pour la sécrétion protoplasmique, ou forme elle-même, après avoir subi quelques changements, les grains de sécrétion. Les préparations fixées par le liquide de Flemming et colorées ensuite par la safranine permettent d'accepter cette manière de voir. On y voit la transformation des grains chromatiques en grains de sécrétion; ces derniers prennent une coloration brun-noire après l'action de l'acide osmique. D'ailleurs on peut aussi constater que la chromatine dissoute dans le suc nucléaire transsoude au travers de la membrane du noyau dans le cytoplasme, où elle forme les vacuoles de sécrétion qui occupent les parties superficielles de la cellule: elles s'ouvrent ensuite à la surface de l'élément cellulaire. D'ailleurs les recherches sur ces transformations ne sont pas faciles, car les substances que contiennent les vacuoles ne se laissent fixer de façon convenable que par le liquide de Flemming. L'apparition des premières vacuoles sécrétrices

tout près du noyau, presque tangentes à sa surface, prouve suffisamment qu'elles proviennent des substances nucléaires.

Toutes ces observations démontrent certainement que le noyau joue un rôle important dans la fonction sécrétoire de la cellule entérique, que dans le noyau ont lieu des processus de sécrétion et d'excrétion qui se manifestent par des modifications très nettes de sa structure morphologique. C'est pourquoi il est nécessaire de rejeter la dénomination »de noyau au repos« qui est usitée si souvent pour l'élément nucléaire en dehors de sa période de division.

Après avoir rappelé brièvement les points les plus importants de nos recherches, nous voulons décrire le mécanisme des processus qui ont lieu dans le noyau pendant la fonction cellulaire. Le noyau fournit le matériel pour les grains de sécrétion élaborés au sein du protoplasme cellulaire; le transport de ce matériel dans le cytoplasme se manifeste à l'extérieur par des changements non seulement de la chromaticité, mais aussi de la structure nucléaire. Il existe très probablement une période de préparation, pendant laquelle les substances nucléaires subissent différents processus physiques et chimiques; ce fait est prouvé par des modifications dans la répartition de la substance chromatique, dans la taille des grains, dans leur coloration. Le but ultime de toutes ces transformations est l'élimination de la chromatine préparée dans le cytoplasme; cette élimination peut se faire ou directement ou par l'intermédiaire de l'ergastoplasme ou des cytochromosomes.

Dans les conditions ordinaires, pendant l'activité peu intense des cellules entériques, le passage de la chromatine nucléaire dans le cytoplasme se fait aussi, mais d'une façon presque invisible à cause de la quantité très restreinte de chromatine éliminée. On ne constate plus alors que la diminution de nombre et l'affaiblissement de la coloration des grains chromatiques. Dans ces cas, on aperçoit des particules extrèmement petites de substance chromatique, qui quittent les grains de linine, se trouvent mis en liberté dans le suc nucléaire et passent ensuite dans le cytoplasme, où nous les voyons tout près de la surface nucléaire. La coloration de ces granulations, leur configuration et leurs caractères permettent de conclure qu'elles sont en réalité les grains de chromatine qui ont traversé la membrane nucléaire.

Quand la fonction sécrétoire des éléments cellulaires s'exalte, quand dans le cytoplasme apparaissent des vacuoles de sécrétion de plus en plus nombreuses, la quantité de chromatine éliminée aug-

mente également; c'est pourquoi ce transport se fait de façon plus nette, la quantité de substance chromatique dans l'intérieur du noyau diminue avec évidence, le noyau montre un dégré plus ou moins grand d'épuisement. L'élimination de chromatine en plus grande quantité est précédée dans le noyau par divers processus préparatoires qui se manifestent d'abord par l'augmentation de volume des grains chromatiques, par leur condensation, par leur dissolution et enfin par le transport de la chromatine dissoute dans le cytoplasme.

D'après nos nombreuses observations, ces processus se présentent de la façon suivante. Premièrement, les grains chromatiques de petite taille, comme nous les voyons dans la plupart des noyaux, s'accroissent, augmentent de volume et se condensent en même temps que leur nombre diminue. Parmi les grains apparaissent des filaments de linine qui unissent les grains de linine imprégnés par la chromatine. Dans les noyaux réticulaires la substance chromatique peut plus facilement changer sa répartition et s'écouler dans les endroits ou sa présence en quantité plus considérable est nécessaire. Les grains des noyaux granuleux qui ont atteint un certain volume, ainsi que les amas ou filaments chromatiques des noyaux réticulaires, subissent un processus de vacuolisation, qui provoque des changements bien marqués de la structure nucléaire. La vacuolisation indiquée n'atteint pas, comme nous l'avons démontré plus haut, la substance chromatique, mais la linine ou plastine nucléaire qui forme le substratum de la chromatine. Le résultat de la dissolution de cette substance fondamentale est la décharge d'une certaine quantité de chromatine nucléaire, qui passe dans le suc nucléaire, dont témoigne la coloration basique de ce dernier. La chromatine dissoute peut se ramasser sous forme de masse granuleuse dans la région du noyau qui est dirigée vers la lumière du canal sécréteur.

Quand le besoin du matériel chromatique pour la fonction sécrétoire du cytoplasme est très grand, le noyau granuleux sans passer par le stade de structure réticulaire, subit la vacuolisation de tous les grains qu'il contient. Le noyau entier est alors rempli de nombreuses vacuoles, de forme et de taille variables, dont les parois subissent des changements d'épaisseur et de coloration. Tout d'abord, les parois sont colorées chromatiquement, puis la chromatine quitte ces parois: aussi deviennent-elles minces et prennent-elles la coloration acide; la chromatine se répand dans l'intérieur des vacuoles tantôt sous la forme d'une masse granuleuse, tantôt sous celle de

grains compactes fortement colorés. Ces grains chromatiques peuvent être considérés comme un phénomène de cristallisation de la chromatine en solution saturée dans le suc nucléaire qui remplit les vacuoles. Le transport de ces grains au travers des parois vacuolaires et de la membrane nucléaire se fait sans doute après leur dissolution préalable.

Il faut admettre, avec Bütschli (l. c.), que les parois des vacuoles possèdent probablement une perméabilité très grande, ce qui facilite le transport de la chromatine dissoute d'une vacuole dans l'autre jusqu'aux plus superficielles, d'où les masses chromatiques passent directement dans le protoplasme cellulaire ambiant. La direction de ce transport de chromatine est démontrée avec évidence par les images observées. Les grains ou les masses granuleuses chromatiques disparaissent tout d'abord de la partie basale du noyau et s'accumulent dans la partie opposée; à l'endroit où la chromatine traverse la membrane nucléaire, celle-ci semble souvent faire défaut. Le noyau pousse très souvent un cône, dans lequel passe la chromatine qui doit être éliminée. Les masses chromatiques éliminées se dissolvent ensuite insensiblement dans le cytoplasme, où apparaissent les vacuoles de sécrétion. Après le passage de la chromatine, les vacuoles du noyau semblent être vides, ou sont remplies d'une masse amorphe ou finement granuleuse qui se colore très faiblement par les colorants acides.

Toutes ces observations sur le mécanisme de la fonction nucléaire démontrent de façon sûre 1°. que les processus d'élimination de la chromatine nucléaire dans le cytoplasme comme matériel pour la sécrétion cytoplasmique a réellement lieu dans les cellules des organes entériques des Isopodes; 2°. que les noyaux de ces éléments jouent dans la formation des produits sécrétés un rôle important; 3°. que tous les changements de la structure morphologique du noyau dépendent seulement et uniquement de la sécrétion et de l'excrétion nucléaire.

Que tous ces changements de la structure nucléaire soient réellement en rapport avec la fonction sécrétrice et excrétrice du noyau, cela est prouvé par un fait, sur lequel nous avons déjà appelé l'attention; en effet, les modifications les plus accentuées se rencontrent dans les organes d'animaux qui vivent dans les conditions ordinaires; tandis que dans les préparations provenant d'animaux à jeun depuis une longue durée, presque tous les noyaux se trouvent au stade de repos. Quand les animaux, après le jeûne, sont forte-

ment nourris pendant 2 à 3 jours, on constate tout de suite des changements très nets de la structure nucléaire.

Nous voulons encore mentionner que les noyaux des cellules épithéliales qui tapissent l'intestin moyen, montrent aussi certaines modifications de leur structure, qui d'ailleurs ne sont pas parfaitement nettes. Il faut supposer que ces changements sont aussi l'expression de la fonction nucléaire, qui accompagne la fonction de ces éléments épithéliaux. Nous avons reproduit dans la figure 60 de la planche XXVII les éléments en question. La présence de grains de sécrétion dans leur protoplasme en nombre assez considérable témoigne de la réalité de ce fait. —

VIII. Nucléoles, leur structure et fonction.

Dans la déscription de la structure nucléaire et des changements qu'elle subit pendant les divers états fonctionnels du noyau, nous avons laissé de côté une partie constitutive importante de celui-ci, le nucléole, auquel nous voulons maintenant offrir une déscription minutieuse.

Les noyaux des cellules entériques possèdent chacun le plus souvent un seul nucléole de volume considérable, très rarement nous y rencontrons deux ou trois nucléoles; en ce cas leur taille est plus petite. Les noyaux des tubes entériques des Isopodes examinés diffèrent des noyaux des mêmes organes chez les Isopodes parasites par la présence d'un seul nucléole, tandis qu'il en existe un grand nombre chez ces derniers.

La forme du nucléole est ordinairement sphérique ou ovalaire, quelquefois allongée ou irrégulière; cette dernière forme se rencontre le plus souvent dans les noyaux de structure réticulaire ou vacuolaire. Quant à la position de ces corps, ils occupent le centre du noyau, souvent ils peuvent être placés plus excentriquement. Le nucléole ne reste en relation avec aucune autre substance nucléaire; dans les noyaux granuleux il est entouré de tous les côtés par des grains chromatiques; dans les noyaux réticulaires il occupe d'ordinaire une maille plus vaste du réticulum. Les filaments de ce dernier ne semblent contracter aucun rapport avec le nucléole; quelquefois cependant nous avons aperçu les filaments du réticulum s'attacher à la couche corticale du nucléole. Dans les noyaux vacuolaires le nucléole constitue jusqu'à un certain dégré le point central autour duquel sont rangées les vacuoles. Très souvent, examinant les prépa-

rations des noyaux de structure vacuolaire nous avons l'impression que les parois des vacuoles qui sont au voisinage immédiat du nucléole prennent naissance aux dépens de ce corps; le nucléole semble être formé de la même substance que celle qui constitue les parois des vacuoles; toutes les deux montrent les mêmes propriétés de coloration. C'est pourquoi, au premier abord, le nucléole des noyaux vacuolaires présente la forme stellaire et semble pousser de tous les côtés une grande quantité de prolongements filiformes qui passent entre les vacuoles. On pourrait croire que le nucléole a grandi son volume et que la substance nucléolaire envoie des prolongements qui s'entrecroisent et s'unissent pour délimiter les vacuoles (voir les figg. 36, 39, 43, 45 de la planche XXV et XXVI).

Guieysse a décrit dans son travail (l. c.) un agrandissement considérable de volume du nucléole, à tel point qu'il occupe tout le corps nucléaire et déteriore la substance chromatique, ce qui amène la dégénérescence du noyau; mais les images qu'il reproduit diffèrent beaucoup de nôtres. Sur les figures de cet auteur on voit la substance nucléolaire occuper de plus en plus la cavité nucléaire, sur nos préparations on a seulement l'impression que les prolongements du nucléole passent entre les vacuoles.

Les méthodes de coloration différenciée qui permettent de distinguer la substance nucléolaire de la charpente nucléaire, donnent une interprétation tout à fait différente des images observées. Quand le nucléole est coloré électivement et différemment des autres substances nucléaires, on voit très bien qu'il ne reste aucunement en relations avec ces dernières ou avec les parois des vacuoles. Il occupe seulement l'endroit du noyau, dans lequel se trouve un amas plus grand de la substance qui forme les parois vacuolaires, et c'est dans cette substance qu'est placé comme dans une boite le nucléole, dont la forme ne diffère en rien de celle qu'il montre dans les autres types nucléaires. Les prolongements qui semblent prendre naissance du nucléole proviennent seulement de cette masse centrale. L'augmentation de volume de la substance nucléolaire dans les noyaux vacuolaires n'est donc qu'apparente et dépend seulement de l'insuffisance des méthodes de coloration (voir les figg. 34, 35, 37, 40, 42 de la planche XXV et XXVI).

En général les dimensions du nucléole sont assez grandes, mais elles ne sont pas cependant en proportion avec le volume du noyau, très souvent les plus petits noyaux possèdent des nucléoles relativement plus considérables que les noyaux volumineux.

La substance nucléolaire se distingue ordinairement bien de la chromatine et de la linine ou plastine nucléaire par ses propriétés colorantes, car le nucléole prend presque toujours très avidemment les colorants acides (plasmatiques).

La structure du nucléole ne présente pas beaucoup de particularités; il se présente ordinairement comme un corps uniforme, uniformément coloré avec la surface lisse. Assez souvent aussi nous avons observé que les nucléoles montrent une structure finement granuleuse (figg. 14, 15, 24); dans ce cas, son corps entier semble être composé d'un grand nombre de fines granulations acidophiles. Pourtant l'examen soigneux des nucléoles dans les divers types nucléaires a démontré de façon précise que ces corps peuvent subir aussi des changements bien marqués non seulement de coloration mais aussi de structure.

Une structure assez fréquente que montrent la plupart des nucléoles examinés est caractérisée par l'existence d'une mince couche d'une substance qui diffère de la substance nucléolaire propre par ses propriétés de coloration, et entoure cette dernière à la façon d'une coquille. Cette substance corticale prend toujours les colorations basiques, caractéristiques pour la chromatine nucléaire; on doit alors la considérer comme substance chromatique propre. Cette particularité des nucléoles est déjà bien connue dépuis longtemps; les nombreux auteurs l'ont décrite dans les divers éléments nucléaires et dans ces derniers temps FERRATA (l. c.) a démontré de façon précise dans la constitution du nucléole l'existence d'une substance fondamentale propre et d'une couche corticale chromatique. L'épaisseur de la substance corticale change d'un nucléole à l'autre; dans les uns elle est assez épaisse, dans les autres tellement mince, qu'il est difficile de la constater. Ainsi la surface de cette coquille chromatique n'est pas toujours lisse, mais très souvent comme hérissée de petits et minces prolongements filiformes et globuliformes qui semblent prendre naissance de la couche chromatique et montrent la même coloration que cette dernière. Très souvent aussi nous avons vu que le nucléole — surtout dans les noyaux granuleux — était entouré d'une grande quantité de fines granulations chromatiques qui formaient autour de lui une couche évidemment granuleuse (voir les figg. 5, 11, 14 de la planche XXIV). L'examen de nombreux nucléoles colorés avec deux colorants, acide et basique nous a permis de constater que la constitution de la masse nucléolaire n'est pas toujours uniforme. Nous avons souvent rencontré des nucléoles qui étaient évi-

demment constitués de deux substances différentes, l'une qui se colore fortement par les colorants acides et l'autre qui montre la coloration basophile, caractéristique de la substance chromatique. La répartition de ces deux substances dans le corps nucléolaire est très variable. Les divers types de nucléoles que nous avons rencontrés le plus souvent sur les préparations sont reproduits dans la figure 59 de la planche XXVII.

Nous y voyons des nucléoles dans lesquels le rapport de la substance acidophile à la substance basophile est très différent. L'un présente la masse nucléolaire teinte par le colorant acide dans laquelle se trouve un grand nombre des grains de volume variable teints par le colorant basique; un autre montre dans son intérieur des corps plus volumineux, de forme irrégulière et des grains plus petits, tous colorés par la teinture basique; le troisième nucléole est entouré d'une couche très mince basophile et montre la partie centrale parsemée d'un nombre assez considérable de petites granulations et de vacuoles basophiles; dans les autres encore on aperçoit des taches de forme variable, grandes ou plus petites basophiles qui couvrent plus ou moins la substance nucléolaire acidophile, d'où vient l'aspect tacheté des nucléoles. Les taches basophiles peuvent augmenter leurs dimensions à tel point que la substance nucléolaire perd complètement la propriété de coloration acide et se présente comme un corps compacte basophile. Le dernier nucléole enfin entièrement basophile, montre dans son intérieur une vacuole plus claire remplie d'une masse granuleuse de coloration basique, tandis que son corps est parsemé de petites taches acidophiles.

Toutes ces images prouvent que les nucléoles, dans les noyaux des cellules entériques, sont constitués de deux substances différentes; l'une, qui prend les colorants protoplasmiques et forme le corps nucléolaire et l'autre qui forme tantôt une mince couche corticale tantôt apparaît dans l'intérieur du nucléole sous la forme de grains, de grumeaux ou de taches irrégulières et se caractérise par la coloration basique bien nette. D'après toutes ces observations il faut admettre que dans les nucléoles des noyaux examinés apparaît auprès de la substance nucléolaire propre, la substance chromatique. Il faut encore mentionner, que la constitution des nucléoles décrite plus haut se rencontre surtout dans les noyaux dont les grains chromatiques montrent une coloration basique faible ou même sont acidophiles, par conséquent dans les éléments où la quantité de chromatine nucléaire est évidemment réduite. Dans de tels noyaux nous avons observé

souvent deux nucléoles dont l'un était acidophile, l'autre basophile, ou même un seul plus volumineux entièrement basophile. Le nucléole qui prend la coloration basique ne peut être considéré comme un bloc plus considérable de chromatine nucléaire; il ne correspond pas au nucléole nucléinien, mais répond réellement au nucléole plasmatique (Carnoy). La forme de ces corps dans la plupart des noyaux, leurs dimensions et propriétés colorantes, leurs relations avec la charpente nucléaire, montrent qu'en effet il s'agit ici de nucléoles vrais, dont la substance a subi certains changements morphologiques et très probablement chimiques qui se manifestent par le changement de coloration acide en coloration basique. Ces changements sont liés sans doute à divers états fonctionnels des nucléoles mêmes, peut-être aussi à des états fonctionnels des substances constitutives du noyau. D'après les observations sur les nucléoles des noyaux des cellules entériques, il est nécessaire de supposer que leur structure et leur constitution change avec les changements de quantité et de propriété de la chromatine nucléaire; qu'il existe alors une relation plus étroite entre ces deux substances — nucléaire (chromatique) et nucléolaire, qu'on pourrait interpréter en admettant que l'une de ces substances donne origine à l'autre.

La seconde particularité que présentent de nombreux nucléoles est la présence dans leur intérieur de vacuoles de forme et de taille variable. Les vacuoles intranucléolaires se présentent ordinairement comme des espaces clairs, de forme sphérique ou ovalaire, quelquefois plus allongée, surtout quand les vacuoles se trouvent tout près de la surface du nucléole. Leur nombre varie évidemment; d'ordinaire il n'y en a qu'une seule, en ce cas elle est volumineuse; mais le plus souvent leur nombre est beaucoup plus considérable de quelques unes jusqu'à une dizaine ou d'avantage, conséquence de la diminution évidente de leur taille. Souvent les vacuoles sont si nombreuses que le nucléole a l'apparence d'un corps complètement creusé de petites cavités et la substance nucléolaire propre est limitée aux parois des vacuoles. Les vacuoles voisines, quand les travées de substance qui les sépare sont minces, confluent assez souvent ensemble et forment des espaces plus grands, de forme irrégulière (voir les figg. 6, 16, 26, 37, 39 de la planche XXIV, XXV, XXVI). Les vacuoles en question semblent être remplies d'une substance amorphe, qui représente sans doute un liquide, qui prend faiblement les colorants acides. Dans les nucléoles des noyaux pauvres en substance chromatique, nous avons observé quelquefois des vacuoles dont les

parois et le contenu prennent la coloration basique; ces vacuoles semblent s'ouvrir à la surface du nucléole (fig. 8 de la planche XXIV), pour faire passer leur contenu dans la cavité du noyau.

Après avoir présenté les particularités de structure des nucléoles dans les noyaux examinés nous voulons maintenant essayer de donner une interprétation des images observées.

La question de la structure, de la constitution et de la fonction des nucléoles est très compliquée, et dans la bibliographie très étendue sur ce sujet, nous trouvons des observations nombreuses et contradictoires. Nous ne pouvons discuter ici toutes ces opinions, cela nous entrainerait trop loin; nous voulons seulement rappeler brièvement les recherches qui se rapprochent le plus de nos observations. On distingue encore aujourd'hui deux sortes de nucléoles; les nucléoles plasmatiques caractéristiques par la coloration acide, qui doivent être constitués de pyrénine (de plastine suivant quelques auteurs), et d'autres qui prennent plus ou moins fortement les colorants basiques. Ces derniers considérés plutôt comme des amas plus volumineux de substance chromatique restent en rapport avec la charpente nucléaire et ne montrent aucune relation avec les nucléoles plasmatiques. Les recherches précises sur la constitution des nucléoles vrais ont démontré, qu'après la coloration par les colorants basiques et acides ces corps peuvent prendre tantôt le colorant acide, tantôt une coloration mixte (amphinucléole Stephan), ou enfin la teinture basique seulement. C'est pourquoi il faut admettre que le nucléole est constitué de substance nucléolaire propre (pyrénine) et de chromatine qui y est répartie. Quand la quantité de chromatine est considérable et couvre la substance nucléolaire, les nucléoles deviennent chromatiques, tandis que quand la chromatine les a quitté, les nucléoles deviennent plasmatiques. Les images des nucléoles varient alors évidemment et dépendent seulement de la chromatine qui s'y trouve répandue; c'est pourquoi la délimitation stricte de ces deux sortes de nucléoles ne peut avoir lieu (R. Hertwig). Ainsi Rohde (l. c.) accepte qu'il existe un passage entre les nucléoles basophiles (caryosomes) et les nucléoles plasmatiques. Cette manière de voir est admise surtout par tous ces auteurs qui ont démontré que les nucléoles disparaissent pendant les premières phases de la mitose, parce qu'ils donnent le matériel pour la formation des chromosomes.

La fonction des nucléoles est encore moins connue que la structure et la constitution. Les plus nombreuses observations quand au rôle des nucléoles ont été fournies par les recherches sur les œufs,

dans lesquels la tache germinative (nucléole) contient toute la chromatine de la vésicule germinative. Les nucléoles de ces éléments sont considérés tantôt comme des réservoirs de chromatine (BAMBEKE, CARNOY et LEBRUN, SOBOTTA), tantôt comme »besondere Reproduktions- und Ansammlungsstellen des Chromatins« (FLEMMING), tantôt comme des corps qui contiennent des substances qui doivent servir pour la formation de la chromatine; ils représentent alors la source de »aufgespeicherten Nahrungsmaterials zur Neubildung von Chromatin« (PFITZNER). WILSON (164) a constaté pendant les expériences sur la parthénogenèse que les chromosomes proviennent tantôt du réticulum chromatique, tantôt du nucléole, dans lequel s'amasse la chromatine tout entière répartie auparavant sur le réseau de plastine. Les mêmes observations quant au rôle du nucléole ont été faites aussi par R. HERTWIG (73), après FICK (37), c'est pourquoi le dernier auteur considère les nucléoles (taches germinatives) comme »Nukleinspeicher oder Nuklein-Laboratorien«. D'après les opinions d'autres auteurs les nucléoles représentent des amas de produits de réserve qui sont utilisés pendant la fonction végétative du noyau et du protoplasme (KORSCHELT) ou des produits du métabolisme nucléaire (HÄCKER, CARLIER), ou enfin un organe sécrétoire, qui élabore certaines substances qui passent dans le noyau, peut-être aussi dans le cytoplasme (MONTGOMERY). Les nucléoles jouent un rôle très évident dans la fonction sécrétoire des éléments glandulaires, pendant laquelle ils sont éliminés dans le cytoplasme. Nous avons étudiée cette question plus en détail dans les descriptions précédentes. De toutes ces observations on peut tirer la conclusion que les nucléoles conservent certains rapports avec la chromatine nucléaire et avec l'élaboration de cette substance.

Les images observées sur nos préparations permettent d'exprimer l'opinion que réellement il n'existe aucune différence entre les nucléoles basophiles (caryosomes) et les nucléoles plasmatiques, que les premiers (voir la fig. 59) peuvent après avoir perdu la substance chromatique changer en des corps de coloration plasmatique. Les nucléoles accomplissent une certaine fonction sécrétoire; cela explique la présence de nombreuses vacuoles qui se trouvent tantôt dans l'intérieur des nucléoles, tantôt tout à fait à la périphérie et s'ouvrent à l'extérieur pour éliminer le contenu des vacuoles dans le noyau. La vacuolisation des nucléoles est connue depuis longtemps, mais l'interprétation de ces observations est très variable. HEIDENHAIN (63) croit que la vacuolisation est l'expression de »Zersetzungserscheinungen der nukleolaren Masse« oder »Neuausscheidung andersartiger Sub-

stanz«; Růžička (141 voit dans ce phénomène »Ausdruck einer chemischen Umwandlung der Nukleolussubstanz, d. h. für den Ausdruck von Stoffwechselvorgängen«. Rohde (137) considère la vacuolisation comme une fonction sécrétoire du nucléole qui produit certaines substances qui passent après dans la cavité nucléaire, même dans le cytoplasme. D'après nos observations il faut admettre que la vacuolisation du nucléole est liée à la fonction des éléments nucléaires. Nous voyons très nettement dans les figures que le nombre de vacuoles est beaucoup plus grand dans les noyaux dont la fonction sécrétrice et excrétrice est plus intense (voir les figg. 16, 26, 39, 56 de la planche XXV, XXVI, XXVII), tandis que dans les autres déjà épuisés par la fonction prolongée les nucléoles ne montrent jamais de vacuoles. C'est surtout l'élimination de la chromatine dans le cytoplasme qui est accompagnée de la vacuolisation évidente de la substance nucléolaire. Il est donc très probable que les nucléoles produisent dans leur intérieur la substance chromatique qui s'accumule dans les vacuoles pour passer à un moment donné dans le noyau. Cette substance peut être d'ailleurs emmagasinée pendant quelque temps dans le nucléole, ce que montrent les images des nucléoles parsemés de plus ou moins nombreux grains ou grumeaux chromatiques, qui peuvent même couvrir complètement la substance nucléolaire. Il est vrai que les vacuoles contiennent ordinairement une substance colorée de même façon que la masse nucléolaire, mais beaucoup plus faiblement; mais nous avons aussi observé parfois que la substance intravacuolaire et les parois des vacuoles montrent une coloration évidemment basique (voir la fig. 8).

Nous trouvons dans les recherches de Moroff (111, 112) faites sur les protozoaires d'espèce *Aggregata* qui vivent comme parasites chez les Cephalopodes, des opinions bien interéssantes sur la question de la structure et de la fonction des nucléoles. Chez ces animaux on trouve dans le noyau un corps volumineux, connu sous le nom de »caryosome« qui par sa structure et sa constitution répond au nucléole chez les Métazoaires. Le caryosome est constitué de deux substances différentes, l'une centrale qui prend les colorants acides et l'autre corticale qui prend les colorants basiques. L'auteur identifie ce corps avec le nucléole parce que de nombreuses observations ont constaté que ce dernier ressemble complètement par sa structure et sa constitution au caryosome. Le caryosome remplit chez les animaux examinés un rôle très important pour la formation de la chromatine. D'après les observations de Moroff (l. c.) les processus

qui ont lieu pendant cette fonction du caryosome se présentent de la façon suivante. Le caryosome augmente de volume, subit une vacuolisation de plus en plus évidente et de sa surface se détachent de petites particules chromatiques qui passent dans le noyau. Les vacuoles du caryosome s'ouvrent à la surface et l'intérieur de ce corps communique directement avec la cavité nucléaire. C'est par ces fentes qu'est éliminée au dehors la chromatine élaborée à l'intérieur du caryosome et elle entoure ce dernier sous la forme d'une couronne granuleuse; les grains de chromatine se disséminent ensuite dans le noyau entier. Il attribue donc aux nucléoles le rôle de laboratoire de chromatine. »Die von außen aufgenommenen Nahrungsstoffe werden von ihnen zu Chromatin verarbeitet, welches im gelösten Zustande oder in Form von Chromatinkörnchen seine Bildungsstätte verläßt, um sich im Kern niederzusetzen oder weiter ins Protoplasma meistens im gelösten Zustande überzugehen . . .« La substance qui provient du caryosome montre tout d'abord la même coloration que la substance fondamentale de celui-ci, elle représente donc la masse nucléolaire et c'est seulement à une certaine distance du caryosome qu'elle prend les propriétés des substances basophiles, donc de la chromatine. C'est pourquoi Moroff croit que la chromatine et la pyrénine (substance nucléolaire) sont deux corps qui »vielleicht die gleiche prozentische und elementare Zusammensetzung besitzen, nur daß sie sich durch die verschiedene Anordnung der das Molekül zusammensetzenden Atome unterscheiden. Solche Verbindungen sind ja geradezu aus der organischen Chemie, aus den Kohlenstoffverbindungen bekannt und werden als isomer bezeichnet. Oder diese zwei Substanzen stehen in polymerer Beziehung zueinander, d. h. sie unterscheiden sich nur durch ihre Molekulargröße. Für eine dieser zwei Auffassungen spricht gerade der Umstand, daß das Färbungsvermögen der Substanz sich geradezu plötzlich verändert«. En tout cas les différences de composition chimique de ces deux corps ne doivent pas être très grandes, ils présentent »die Umwandlungsprodukte eines und desselben Körpers«. Il suppose aussi que ce rôle est commun à tous les nucléoles des cellules animales et végétales, et c'est seulement l'intensité moins développée de cette fonction qui est la cause, que ces phénomènes n'ont pas été si évidemment observés dans les autres éléments. Dans les conditions ordinaires le passage de la chromatine élaborée par le nucléole se fait de façon presque insensible.

Siedlecki (146) a fait les mêmes observations quant à la fonction

du caryosome dans ses recherches sur les Coccidies. Le caryosome produit la substance chromatique qui passe ensuite dans le noyau, puis dans le cytoplasme, où elle est usitée comme matériel pour les fonctions végétatives des éléments cellulaires. Il considère le caryosome comme un corps qui complète l'appareil nucléaire et représente la réserve des substances dont est constitué le noyau. Cette réserve est utilisée pendant les fonctions végétatives de l'animal. Le caryosome apparaît dans le noyau quand les fonctions végétatives commencent et provient de quelques grumeaux de chromatine unis ensemble par une substance fondamentale acidophile, peut-être la plastine.

Les opinions de ce deux auteurs concordent très bien avec nos observations et permettent d'interpréter plus sûrement les images des nucléoles que nous avons rencontrées pendant nos recherches. La présence de nucléoles basophiles et acidophiles, entre lesquels on voit des formes de passage très nettes, permet d'admettre que les nucléoles plasmatiques représentent les caryosomes qui ont accompli leur fonction et se trouvent au stade de repos.

La présence dans l'intérieur des nucléoles de grains ou grumeaux de substance chromatique, la vacuolisation de la substance nucléolaire et la coloration basique de la substance qui remplit les vacuoles, le passage de contenu intravacuolaire à l'extérieur, la surface des nucléoles très souvent comme hérissée de petits prolongements basophiles, la présence d'une couronne des granulations très fines qui entourent immédiatement le corps nucléolaire, enfin l'apparition des changements structuraux les plus accentués pendant la fonction végétative des éléments cellulaires, — tout cela permet d'admettre l'opinion, qu'en réalité les nucléoles élaborent la substance chromatique, qui passe ensuite dans le noyau pour y compléter la quantité de chromatine qui est éliminée dans le cytoplasme. Les changements les plus évidents de structure et de fonction nucléolaire se rencontrent dans les noyaux dans lesquels il y a une diminution évidente de la quantité de chromatine. Dans les noyaux épuisés dans lesquels la chromatine fait complètement défaut, la fonction des nucléoles cesse aussi; cela peut être interprété ainsi: après le transport de toute la chromatine dans le cytoplasme, il apparaît un stade de repos complet de tout l'élément cellulaire, et les matériaux nécessaires pour la régénération de la chromatine ne sont pas transportés du cytoplasme dans le noyau et le nucléole en quantité nécessaire pour l'élaboration nouvelle de la chromatine.

Acceptant le rôle des nucléoles comme laboratoires pour la chro-

matine nucléaire nous ne voulons pas nier les observations d'autres auteurs qui supposent que le protoplasme peut se transformer en substance chromatique. LOEB (97) croit que »die der Eientwicklung, speziell der Kern- und Zellteilung zugrunde liegenden Vorgänge Oxydationsprozesse sind«, et suppose que »diese Oxydationsprozesse identisch oder in naher Berührung sind mit der Synthese von Protoplasmamaterial zu Verbindungen des Kernes« (pag. 484). Ainsi LOEWENTHAL (98) décrit la présence dans le cytoplasme de divers éléments, de grains chromatiques (nucléoides) de taille variable, qui ne proviennent pas du noyau, mais sont produits en place, dans le cytoplasme même. »La présence de ces granulations est liée soit à la formation de la charpente chromatique nucléaire, soit à l'accroissement du noyau, ou à un surcroit de son activité et dénote un état d'échange plus actif de la matière entre le protoplasme et le noyau, le protoplasme fournissant à ce dernier les matières chromatiques nécessaires à son accroissement«. Il émet dans son mémoire »l'hypothèse de l'acheminement de granulations nucléaires chromatiques vers le noyau«. —

IX. Conclusions générales sur la structure et la constitution du noyau.

Polymorphisme du noyau.

Les recherches que nous avons faites sur les noyaux des cellules entériques des Isopodes jetent, il nous semble, un peu de lumière sur la question de la structure et de la constitution du noyau cellulaire. Quoique la structure du noyau dépuis le moment où il fût découvert dans l'élément cellulaire a été l'objet de longues et nombreuses recherches, elle n'est pas encore connue de façon satisfaisante. Tous les auteurs qui se sont occupés de ces recherches ont voulu créer pour le noyau un schéma structural, d'après lequel tous les noyaux seraient construits. Mais les nombreuses observations des noyaux à l'état vivant et après fixation avec les différents liquides fixateurs dont on se sert en histologie, ont démontré que la structure nucléaire change très évidemment d'un noyau à l'autre et présente des images qui ne peuvent être comprises dans un même schéma structural. Les nouvelles recherches sur les noyaux dans les divers éléments cellulaires, l'examen attentif des images obtenues après les différentes méthodes de fixation et de coloration, l'étude des noyaux dans les divers états fonctionnels, ont réclamé la création de nouvelles doctrines pour l'interprétation de la structure nucléaire. Toutes

ces théories, dont nous voulons parler maintenant ont été fondées surtout pour le protoplasme cellulaire qui est plus facilement accessible à des recherches si minutieuses et si difficiles. C'est seulement plus tard qu'on a commencé à rapporter ces mêmes doctrines à la structure du noyau.

Il y en a quatre principales fondées par des histologistes tels que Carnoy (19), Flemming (41, 42, 43, 44), Heitzmann (66), Fromann (49), Leydig (94), Altmann (1, 2, 3, 4), Bütschli (14, 15) et d'autres. Toutes ces théories de structure filamenteuse, réticulaire, granuleuse et alvéolaire (vacuolaire ou spumeuse) s'appuient réellement sur les images microscopiques que présentent les divers éléments nucléaires examinés après fixation et coloration consécutive.

Selon la première doctrine le noyau présente une structure filamenteuse parce que les éléments constitutifs (chromatiques) se disposent dans le noyau sous forme de filaments, de cordons d'épaisseur variable. Ces filaments peuvent être indépendants les uns des autres ou former un cordon continu, enroulé en peloton (Carnoy). Selon une autre doctrine, les filaments chromatiques doivent s'anastomoser les uns avec les autres et former un réseau, d'où vient la structure évidemment réticulaire du noyau (Flemming, Heitzmann, Fromann, Leydig). D'après la troisième il n'y a dans le noyau que des grains chromatiques séparés par une substance intergranulaire sans structure évidente, dans laquelle les grains seraient plongés (Altmann). Enfin pour Bütschli et son école le noyau comme le protoplasme est constitué d'un grand nombre de vacuoles ou d'alvéoles, entre lesquelles la substance chromatique se trouve répartie. Les recherches plus approfondies sur la structure nucléaire démontrent qu'aucune de ces doctrines n'est irréductible, qu'aucune ne peut être rapportée sans restriction non seulement à divers types nucléaires, mais aussi à des noyaux de mêmes éléments cellulaires. C'est-ce que démontrent nettement les observations faites sur les noyaux des cellules entériques.

Les recherches que nous avons faites sur les changements de structure nucléaire dans les organes entériques des Isopodes nous ont convaincu que ces quatre doctrines de structure ne représentent pas quatre schémas structuraux divers, mais répondent seulement aux structures passagères qui sont propres aux noyaux examinés dans les conditions variables. Aucune de ces théories ne peut être généralisée, aucune ne peut être rapportée à tous les noyaux que nous

rencontrons dans les éléments cellulaires, qui constituent les divers tissus et organes. Un coup d'œil jeté sur le figures qui accompagnent notre travail suffit pour convaincre chacun qu'aucune des doctrines présentées plus haut, ne peut être appliquée seule à la structure des noyaux qui étaient l'objet de nos recherches et que seulement toutes les doctrines ensemble trouvent un appui dans les images observées.

Nous y voyons des noyaux, les uns à la structure évidemment granuleuse, comme l'accepte Altmann; les autres à structure réticulaire, comme le supposent Leydig, Heitzmann et Flemming; quelques uns de ce dernier type montrent la structure filamenteuse éffacée (la fig. 20 de la planche XXV, dans laquelle les mailles du réticulum sont très allongées et les filaments parallèles qui les forment sont beaucoup plus accentués que d'autres qui les unissent transversalement) que Carnoy attribue aux noyaux; les derniers enfin présentent la structure vacuolaire ou spumeuse; c'est alors le schéma construit par Bütschli. Les noyaux des cellules glandulaires des organes entériques sont donc construits d'aprés les quatre schémas structuraux, bien qu'on devrait plutôt espérer que les noyaux appartenant aux éléments d'un même type, soient construits d'après le même schéma. C'est pourquoi il est nécessaire d'admettre, que la structure de ces noyaux est passagère et transitoire, qu'elle subit des changements bien évidents, qui dépendent seulement de divers états fonctionnels dans lesquels se trouvent à certains moments les noyaux des cellules.

Les recherches que nous avons présenté dans les longues descriptions qui précèdent, nous ont amené à cette opinion qu'on ne peut attribuer au noyau cellulaire une structure fixe, filamenteuse, réticulaire, granuleuse ou vacuolaire, qu'il peut montrer peut-être à un certain moment de sa vie et de sa fonction, parce que le noyau comme un constituant vivant de la cellule change son aspect et sa structure de même façon que le protoplasme cellulaire, qui montre lui aussi des structures diverses qui dépendent des variations de la fonction cellulaire. On ne peut nier que le noyau est un organe structuré, comme fait p. e. Tellyesniczky (152, 153) et rapporter toutes les images structurales à la fixation; des transformations de structure nucléaire telles que celles que nous avons présenté, ne peuvent en aucune condition dépendre de la fixation et représenter des artefacts.

Les images microscopiques qui montrent le protoplasme et le noyau cellulaires peuvent dépendre de deux conditions: 1°. de la

fixation, 2°. de divers états fonctionnels des éléments observés. La différenciation de ces deux images est assez facile, surtout quand nous voyons qu'elles se répètent plusieurs fois dans les pièces fixées de diverse manière, quand elles changent dans les mêmes conditions, dans le même objet, dans la même préparation. Dans ces circonstances il est logique de ne rechercher les causes des changements structuraux que dans les divers états fonctionnels des éléments examinés, et de considérer les changements comme l'expression des variations fonctionnelles. L'opinion que la structure donnée dépend de la fonction de l'élément cellulaire étant admise, il faut admettre qu'elle ne peut rester inaltérable pendant les autres états fonctionnels; elle doit changer et change en réalité de façon plus ou moins évidente. Les changements fonctionnels de structure les plus accentués auront lieu naturellement dans ces éléments cellulaires qui se distinguent par une fonction spécialement différenciée p. e. la fonction sécrétoire, surtout quand l'intensité de cette fonction est considérable. Dans les autres éléments les changements fonctionnels de structure du noyau sont moins évidents et c'est pour celà qu'ils ne peuvent être démontrés aussi facilement avec les méthodes d'invéstigation actuelles.

On ne peut dès lors admettre pour la structure du protoplasme et du noyau une seule doctrine et considérer ces deux constituants du corps cellulaire comme monomorphiques. En acceptant cette manière de voir, nous commettrions une grande faute, car dans ce cas nous négligerions et laisserions de côté les divers états fonctionnels dans lesquels se trouve continuellement l'élément examiné pendant sa vie. Il est donc nécessaire d'amettre le polymorphisme pour le protoplasme et aussi pour le noyau. Nous considérons donc comme répondant le mieux à la réalité l'opinion de Koelliker (83) qui dans son traité d'Histologie s'exprime ainsi à propos des théories sur la structure du protoplasme: »In dem typischen, gleichartigen, kontraktilen, embryonalen Protoplasma treten nun im Laufe der Entwicklung an gewissen Orten mit Flüssigkeit gefüllte Hohlräume (Vakuolen) in verschiedenen Größen und in wechselnder Menge auf. Sind diese Hohlräume klein, so erscheint das Protoplasma schaumig, wie spongiös . . . .; werden dieselben größer, so bildet das Protoplasma Netze . . . .« (pag. 12). Il faut seulement rémarquer que ces changements de la structure ne se font pas de façon passive, ce que semble aussi accepter Heidenhain (63), mais ils sont l'expression de phénomènes vitaux, fonctionnels.

La même manière de voir est aussi applicable au noyau cellulaire, qui, ainsi que l'ont démontré nos recherches de façon si précise, peut être construit d'après toutes les doctrines structurales. Les études des noyaux des organes entériques montrent de façon très évidente que le noyau »au repos« change continuellement de structure et que ces changements sont seulement en rapport avec le fonctionnement de cet élément. Comme nous l'avons vu plus haut, la structure granuleuse se transforme en une structure réticulaire, qui peut donner quelquefois l'aspect d'une structure pseudo-filaire, ou enfin en une structure vacuolaire ou spumeuse. Il faut mentionner aussi que très souvent ces structures ne restent pas pures, mais peuvent s'unir ensemble dans le même noyau, c'est ce qui complique encore les images.

D'après tous ces faits, sur lesquels nous avons voulu retenir l'attention, il est nécessaire de rejeter la théorie du monomorphisme du noyau cellulaire; on doit considérer ses structures comme fonctionnelles et liées avec les manifestations vitales de l'élément cellulaire entier, en d'autres termes avec le métabolisme du protoplasme et du noyau. Nous trouvons dans le mémoire de Růžička (141) des opinions semblables sur cette question.

Constitution de la chromatine nucléaire.

Les diverses images des noyaux examinés, leurs changements de structure pendant la fonction, l'élimination de chromatine dans le cytoplasme qui découvre d'autres substances nucléaires permettent de tirer quelques conclusions nouvelles aussi bien sur la structure que sur la nature et les propriétés des substances qui constituent le noyau.

D'après les nombreuses recherches chaque noyau est constitué de deux substances principales qui diffèrent l'une de l'autre par leurs propriétés; l'une représente la substance bien connue, caractéristique de chaque noyau par sa colorabilité spéciale, — c'est la chromatine nucléaire ou la nucléine. L'autre qui doit former d'après les opinions des auteurs une sorte de substance fondamentale, de substance de soutien ou de squelette sur lequel se répartit la substance chromatique, est représentée par la linine ou plastine nucléaire. Cette dernière apparaît dans le noyau le plus souvent sous forme de réseau, composé de minces fibrilles entrecroisées et anastomosées dans les divers sens. La configuration du noyau entier dépend en premier lieu de la forme sous laquelle la substance de soutien appa-

raît dans son intérieur. C'est elle qui amène les images bien connues de structure nucléaire granuleuse, réticulaire, vacuolaire que nous avons observé si nettement dans les noyaux des cellules entériques. La substance nucléaire propre, c'est à dire, la chromatine ne joue dans la formation de la structure du noyau qu'un rôle secondaire.

Quant à la constitution de la chromatine nucléaire les opinions des auteurs ne sont pas concordantes. Les uns admettent que la chromatine se présente comme une substance complètement amorphe qui imbibe, imprègne en tout ou en partie les filaments du réseau lininien et s'accumule en quantité plus grande sur les points nodaux du réticulum (Flemming, Retzius, Beneden, Korschelt). La chromatine doit même avoir la consistance d'un liquide, car c'est seulement en acceptant cette manière de voir qu'on peut interpréter, »that may be absorbed or given off by an ,achromatic' basis such as plastin or linin, and may thus flow from one part of the nucleus to another« [Wilson (164)]. — D'autres auteurs supposent au contraire que la chromatine se présente sous forme de corpuscules fins, observables au microscope (Pfitzner, Strasburger, Altmann, Heidenhain). On croit que ces corpuscules représentent les unités morphologiques de la nucléine et on leur a donné les noms bien variables de globules chromatiques, nucléomicrosomes, chromioles etc. Heidenhain (63) exprime l'opinion, que les unités morphologiques de la chromatine présentent la forme de granules sphériques, de la grandeur d'un corpuscule central; ils mésurent alors 0,3—0,4 μ de diamètre. Les granules doivent être tout à fait isolés et répartis séparément dans les travées lininiennes. Il leur donne le nom de »Chromatinmikrosomen«. Les granules chromatiques, comme les décrit Pfitzner sont considérés par Heidenhain comme un agglomérat de chromioles qui sont réunis ensemble par une substance fondamentale, c'est à dire la linine. La coloration à l'hématoxyline ferrique montre que les grains chromatiques plus volumineux sont constitués de nombreux granules très fins. Nous avons observé les mêmes images pendant nos recherches.

Il y a donc pour la constitution de la chromatine deux doctrines différentes: d'après l'une la chromatine doit être considérée comme une substance amorphe, d'après l'autre comme composée de granulations très fines. Quant à la dernière forme Fischer (39) la considère comme artificielle. Il s'appuie sur les images qu'il a obtenues au moyen d'une solution de nucléine précipitée avec le liquide de Flemming ou l'acide chromique, qui provoquent dans la solution un

coagulum formé de »wunderschöne, kleine Granula, die oft in Kettchen aneinandergereiht sind«. Il croit donc que »die Tatsache wird wohl bei einer Beurteilung der granulären Struktur der Chromosomen, die Altmann und vor ihm Pfitzner beschrieben haben, zu beachten sein«.

L'examen minutieux de nombreux noyaux fixés et colorés de diverse manière nous permet de soutenir la première manière de voir exprimée plus haut. Le plus souvent la substance chromatique ne montre aucune trace de structure granuleuse, elle se présente plutôt comme une substance tout à fait amorphe. Les images de chromioles que Heidenhain considère comme unités de nucléine semblent aussi indiquer ce fait. La taille de ces granules n'est toujours la même, mais varie très souvent; tantôt ils sont extrêmement petits, tantôt beaucoup plus gros, non seulement dans les divers noyaux, mais aussi dans le même. L'examen des noyaux de structure réticulaire et vacuolaire démontre aussi que la substance chromatique qui imprègne les filaments du réticulum ou les parois des vacuoles est tout à fait amorphe et même la coloration élective (à l'hématoxyline ferrique) de tels noyaux ne permet pas de constater la présence de granulations complètement séparées, isolées, dont serait composée la chromatine. C'est pourquoi nous croyons que les granules considérés comme unités morphologiques répondent déjà à des agglomérations de particules encore plus petites qui ne se laissent différencier ni optiquement ni par coloration. La substance chromatique amorphe imbibe, imprègne les formations de linine et la fixation des noyaux peut provoquer certains changements dans la constitution de la substance chromatique amorphe; elle est precipitée sous la forme de chromioles qui resortent encore plus distinctement après la coloration à l'hématoxyline ferrique. D'autre part il faut remarquer que cette méthode de coloration possède la propriété de donner des images variables qui dépendent beaucoup de la différenciation dans l'alun de fer des préparations colorées. Les images changent avec la durée de décoloration consécutive. Aucune autre méthode ne donne jamais d'images semblables. Les images que donne la chromatine dissoute dans le suc nucléaire sur les préparations fixées de diverse façon, parlent aussi contre la structure granuleuse de la chromatine. Tantôt elle se présente comme une substance tout à fait amorphe, homogène, tantôt se présente sous forme de fins granules, chromioles, disséminés dans la cavité nucléaire. Ces deux images différentes semblent dépendre des méthodes de fixation et de coloration.

Les grains chromatiques que nous rencontrons dans le noyau, de taille très variable, doivent être considérés comme des agglomérats de particules chromatiques, plongées dans la substance fondamentale, la linine. D'après les nombreuses observations que nous avons faites sur les noyaux granuleux, tous les grains chromatiques sont formés non seulement de chromatine, mais aussi de linine. La taille de ces grains lininiens, imprégnés de chromatine, est très variable, non seulement dans le même, mais plus encore dans les différents noyaux. Tantôt ils sont très grands, tantôt très petits, en ce dernier cas on pourrait très bien les nommer »chromioles«. Metzner (l. c.) suppose aussi que chaque »granulum« est composé de linine et de chromatine qui l'imprègne. La supposition se rapproche donc de celle qui admet que les chromioles, que Heidenhain considère comme unités de substance chromatique, présentent des granulations lininiennes imprégnées de chromatine amorphe. Cette composition des grains chromatiques par de la linine et de la chromatine, est très bien démontrée par la coloration à l'hématoxyline ferrique avec une surcoloration avec un colorant acide (voir la fig. 11 de la planche XXIV). Nous voyons dans ces conditions de nombreux grains de taille très variable, dont les uns sont colorés entièrement en noir, les autres montrent un fond acidophile et sur celui-ci les fins granules ou les masses amorphes colorées en noir, les derniers enfin présentent seulement une coloration acide. En général ces images après coloration à l'hématoxyline ferrique sont très inconstantes et ne donnent aucun appui pour la structure granuleuse de la chromatine nucléaire. D'après nos observations la chromatine ne présente aucune structure évidente; il faut même la considérer comme une substance semifluide, sirupeuse, car c'est seulement en acceptant cette supposition qu'on peut interpréter facilement le mécanisme de ces diverses configurations, sous lesquelles la chromatine apparaît dans le noyau. —

Constitution et le rôle de la linine.|

Nos recherches nous ont aussi permis de formuler de nouvelles conclusions sur la constitution et le rôle de la substance fondamentale du noyau appelée linine ou plastine nucléaire.

La forme sous laquelle apparaît cette substance dans le noyau est le plus souvent d'après les observations des auteurs, celle de filaments qui forment un réseau irrégulier. Nous avons précisement rencontré de telles formations dans les noyaux de structure réticulaire.

C'est en vain que nous avons cherché la substance lininienne sous forme de filaments, de réticulum, dans les noyaux granuleux. Nous y n'apercevons que des grains chromatiques, la linine reste tout à fait invisible et elle ne peut être mise en évidence que dans les noyaux de structure réticulaire et plus encore dans les noyaux vacuolaires. A propos de la présence ou de l'absence de linine dans les noyaux granuleux trois suppositions sont possibles: tantôt la linine fait défaut dans ces types nucléaires, tantôt elle est cachée par la substance chromatique, tantôt enfin elle apparaît comme une substance complètement amorphe.

L'examen attentif des noyaux granuleux démontre que dans ces éléments les grains chromatiques fortement colorés sont seuls nettement visibles; auprès de ces corps on ne voit aucune autre substance figurée, aucune trace de filaments ou réseau lininien. Quand le nombre des grains est très considérable à tel point qu'ils remplissent complètement la cavité nucléaire, il est légitime de supposer que la substance lininienne est couverte par les grains chromatiques, c'est pourquoi elle reste invisible. Mais on rencontre souvent des noyaux, dans lesquels le nombre des grains est beaucoup plus restreint et malgré cela la linine n'apparaît pas d'avantage; on observe seulement que les grains chromatiques sont plongés dans une substance amorphe ou très finement granuleuse qui montre une coloration acide très faible. Les images décrites forcent d'admettre que la linine apparaît dans les noyaux granuleux sous la forme de grains qui, imprégnés par la nucléine, forment les grains chromatiques si visibles dans le noyau; c'est pour cela que la linine n'est pas mise en évidence. Cette opinion s'appuie sur les nombreuses images, que présentent les noyaux granuleux après une double coloration avec les colorants basique et acide, dont nous avons parlé plus longuement dans la partie déscriptive de notre travail. Cette substance acidophile ne peut représenter autre chose que la linine ou plastine nucléaire. Cette substance apparaît bien nettement et montre sa structure et ses propriétés morphologiques quand la chromatine disparaît.

Puisque les grains chromatiques, comme nous l'avons vu, présentent une taille très variable, il faut admettre que les grains de linine qui constituent un substratum pour la chromatine, changent également de volume; ils peuvent des petits devenir plus grands et même former des sphérules assez volumineuses. Cet agrandissement des grains lininiens se fait sans doute par la réunion ou confluence ou par l'accolement de plusieurs plus petits, ce que témoigne la forme

souvent irrégulière des grains plus volumineux. L'agrandissement des grains chromatiques est donc seulement apparent; ce sont les formations lininiennes granuleuses qui augmentent de volume, l'imprégnation par la chromatine est un phénomène secondaire. D'après ces observations il faut attribuer à la linine une très grande plasticité, elle peut même posséder une consistance semi-fluide, qu'indiquent les nombreuses formes sous lesquelles cette substance peut apparaître dans les divers types nucléaires.

Quand la structure du noyau change, de granuleuse en réticulaire, la substance fondamentale — la linine — apparaît déjà de façon plus évidente. Dans de tels noyaux, les grains lininiens sont unis par de minces filaments de la même substance, d'où vient la formation d'un réticulum bien distinct. La chromatine imprègne d'avantage les grains lininiens, moins abondamment les filaments, c'est pourquoi les points nodaux sont surtout bien accentués. Quand la chromatine disparaît du noyau, les formations lininiennes apparaissent avec une plus grande netteté et la linine montre dans ces conditions ses propriétés morphologiques et chimiques d'une manière plus évidente.

Nous avons déjà parlé du mécanisme de la formation des filaments lininiens dans la Ve partie de notre mémoire; nous voulons ici rappeler brièvement que les fibrilles peuvent se former tantôt par l'alignement des granulations lininiennes, tantôt par l'émission de la surface des grains plus volumineux de minces prolongements filiformes qui ensuite à cause du transport de la substance lininienne en plus grande quantité deviennent de plus en plus épais et leur image plus évidente. Par l'entrecroisement de ces filaments se fait un réticulum; dans celui-ci les points nodaux correspondent aux grains de linine grossis, les filaments à des routes par lesquelles la linine coulerait pour former les amas plus volumineux de cette substance. C'est pourquoi on a souvent l'impression que des points nodaux partent de nombreuses et fines fibrilles, sous forme de rayons, qui les unissent aux points nodaux voisins. Naturellement la formation des filaments peut se faire très irrégulièrement; dans un endroit ils peuvent être très épais, dans l'autre plus minces, ici la linine s'accumule en quantité plus grande, là en quantité plus restreinte, ce qui cause les différentes images du réticulum lininien.

L'observation, que les formations lininiennes deviennent plus visibles quand la quantité de chromatine diminue dans le noyau, pourrait indiquer ce fait, qu'il existe une relation étroite entre la

diminution de la chromatine et l'augmentation de quantité de la linine dans l'élément nucléaire. On pourrait supposer aussi que l'apparition et l'augmentation de la linine n'est pas simplement un phénomène physique, mais qu'il se passe entre ces deux substances certain processus chimique, en autres termes, que la linine augmente aux dépens de la chromatine et vice-versa. Une telle supposition ne peut être admise, car elle ne trouve aucun appui sur les préparations. L'augmentation de quantité de la linine est un phénomène apparent qui est lié à la diminution de la chromatine; cette dernière disparaissant du noyau découvre les formations lininiennes qui étaient auparavant cachées par elle.

La linine apparaît encore sous une troisième forme dans les noyaux vacuolaires, où elle constitue les parois des vacuoles. Qu'elles sont formées de linine, cela prouvent les propriétés de cette substance, sa coloration et son rapport à la substance chromatique. L'apparition de ces formations lininiennes est liée au phénomène que nous avons décrit dans la V[e] partie de notre mémoire sous le nom de vacuolisation ou colliquation des grains chromatiques. Nous y avons remarqué que la colliquation n'atteint pas la chromatine, mais la substance qui en est imprégnée, donc la linine. Ce phénomène a pour but de décharger une certaine quantité de chromatine pour qu'elle puisse passer en solution dans le suc nucléaire, ensuite dans le cytoplasme. Les images observées prouvent qu'en réalité la vacuolisation atteint la linine. Les grains lininiens vacuolisés prennent entièrement la coloration acide, leur surface seulement semble être colorée plus fortement que l'intérieur (voir la fig. 9 de la planche XXIV). Le mécanisme de la formation des vacuoles liniennes doit être considéré comme dû à un gonflement et un ramollissement tout d'abord de la partie centrale des grains, ensuite de leur masse entière. La linine se dissout de plus en plus, seulement la couche corticale reste plus résistante et forme la paroi des vacuoles lininiennes. Les vacuoles sont alors remplies d'un liquide qui contient en solution la linine et dans certaines circonstances aussi la chromatine. Les vacuoles d'abord petites, ne remplissent pas toute la cavité du noyau; elles augmentent ensuite de volume, ce qui est sans doute la conséquence de processus osmotiques entre le suc nucléaire et le contenu des vacuoles, dont les parois fonctionnent comme la membrane d'un dialysateur. Les vacuoles deviennent de plus en plus grandes, la pression intravacuolaire augmente, ce qui provoque les changements de forme, de sphérique en polyëdrique ou irrégulière. Les propriétés de la sub-

stance qui remplit les cavités vacuolaires changent également. Elle se présente comme une masse finement granuleuse, colorèe très faiblement par les colorants acides. Les vacuoles remplissant tout le noyau, il n'y a pas place entre elles pour le suc nucléaire, qui joue sans doute un certain rôle dans le métabolisme du noyau; il est donc nécessaire d'admettre que la substance intravacuolaire est un mélange de suc nucléaire et de linine. Ce liquide est en réalité un mélange de ces deux substances, comme le prouvent les images, dans lesquelles nous apercevous dans l'intérieur des vacuoles des grains plongés dans une substance amorphe, de même coloration que les parois des vacuoles. Ce sont sans doute les grains de linine, qui ont été formés par l'agglomération des granules très fins qui se trouvent sous forme d'émulsion dans le suc nucléaire remplissant les vacuoles. Après l'apparition de ces grains ce dernier ne montre aucune structure. La nature lininienne de ces grains est aussi démontrée par ce fait qu'ils peuvent subir l'imprégnation chromatique.

D'après ces observations il est permis de supposer que la vacuolisation des grains ou des filaments lininiens est un phénomène osmotique.

Les processus de colliquation de la substance lininienne sont liés avec tous les changements que montre la chromatine, changements dont nous avons parlé plus longuement dans la partie déscriptive de notre mémoire. Ils se caractérisent surtout en ce, que la chromatine perd, à cause de la colliquation de la linine, sa substance fondamentale et passe ensuite dans les cavités vacuolaires, où elle subit la dissolution, qui facilite le transport de cette substance à travers les parois des vacuoles et la membrane nucléaire dans le cytoplasme. C'est pourquoi il est nécessaire d'admettre l'opinion que toutes les structures nucléaires qui montrent une telle variabilité d'un noyau à l'autre et qu'on a rapporté surtout à la substance chromatique, dépendent en premier lieu des formations différentes de la linine: quand elle forme les grains, la structure du noyau est granuleuse, quand elle apparaît sous forme d'un réticulum — réticulaire, quand enfin les grains de linine subissent la vacuolisation, le noyau montre la structure vacuolaire.

Le rôle de la linine est donc plus important que nous le croyons; elle ne peut être considérée simplement comme une substance de soutien, ou une substance fondamentale pour la nucléine, car elle subit aussi des processus fonctionnels, dont le plus important est celui de la colliquation des formations lininiennes. La linine est,

comme le protoplasme cellulaire, une substance vivante, les processus fonctionnels de cette substance se manifestent extérieurement par des changements bien évidents de structure et de configuration. C'est pourquoi nous ne pouvons nous rallier à la manière de voir d'HEIDENHAIN (63) qui semble admettre que les structures nucléaires peuvent être considérées comme »Strukturen passiver Prägung«. Les changements que subit la linine ne peuvent être interprétés de cette façon, c'est peut-être l'augmentation énorme des vacuoles lininiennes qu'on pourrait rapporter à un phénomène passif.

A ces changements de la linine sont liées les modifications dans la répartition de la chromatine et de la structure du noyau tout entier. Le linine et la chromatine restent en relations probablement très étroites mais de nature seulement physique. On ne peut considérer la première comme une transformation de la chromatine, comme le suppose TELLYESNICZKY (151). La chromatine prend part à tous les actes de la vie cellulaires et développe sa haute énergie dans la cellule entière, la linine semble plutôt faciliter tous les changements dans la répartition et le transport de la chromatine dans l'endroit de l'élément cellulaire, où elle est nécessaire.

C'est ici la place de mentionner encore en quelques lignes les formations décrites par M. HEIDENHAIN (l. c.) et REINKE (l. c.) qui doivent se trouver dans chaque noyau et auxquelles ils ont donné les noms de lanthanine ou d'oxychromatine (HEIDENHAIN) et d'oedématine (REINKE). Nous avons traité plus longuement dans le chapitre V. de notre mémoire la question de la signification de ces granulations; c'est pourquoi nous voulons rappeler brièvement ce fait que d'après nos observations il nous semble tout à fait justifié de supposer, que les grains oxychromatiques ainsi que l'oedématine ne représentent rien d'autre que des formations de linine. Celle-ci, comme nous l'avons démontré, apparaît sous des formes très variables; tantôt elle forme une émulsion de granulations extrêmement petites dans le suc nucléaire, tantôt elle constitue des grains plus volumineux, compactes ou vacuolisés, tantôt enfin elle prend la configuration de fibrilles minces ou de filaments plus épais qui d'ailleurs peuvent être composés de petites granulations. C'est pourquoi la nature lininienne de l'oxychromatine et de l'œdématine est pour nous très probable. La présence d'oxychromatine en quantité plus grande dans certaines espèces de noyaux, que décrit HEIDENHAIN (l. c.), prouve seulement ce fait, dont nous avons parlé plus haut, à savoir, que la quantité de basichromatine (nucléine) a diminué, c'est pourquoi la linine appa-

rait mieux dans l'intérieur du noyau. Dans les éléments nucléaires qui possèdent beaucoup de basichromatine, la linine (l'oxychromatine d'HEIDENHAIN) ne se manifeste d'une façon aussi évidente.

L'identité du caryoplasme et du cytoplasme; le noyau — territoire du protoplasme cellulaire.

L'examen minutieux de la structure nucléaire dans les divers états fonctionnels du noyau et la comparaison de celle-ci avec la structure du protoplasme des cellules entériques montre très souvent une ressemblance presque complète entre le cytoplasme et la substance achromatique du noyau (voir la fig. 13 de la planche XXIV). Il est donc logique de penser que le cytoplasme et le caryoplasme sont constitués de la même substance vivante et que ce dernier diffère seulement par la présence de chromatine dans son intérieur. Mais dans certaines conditions cette unique différence disparaît même, car la chromatine peut abandonner le noyau pour passer dans le cytoplasme; l'endroit où s'accumule la nucléine éliminée prend l'apparence d'un nouveau noyau.

Nous trouvons semblable opinion défendue par de nombreux auteurs qui se sont occupés de recherches comparatives sur les deux constituants de la cellule.

Ainsi CARNOY (19) admet l'identité du cytoplasme et caryoplasme et ne voit aucune différence dans la constitution et la structure de la substance achromatique du noyau et du cytoplasme. »Le protoplasme du noyau et le protoplasme de la cellule ont donc la même constitution et les mêmes allures. Cela ne doit pas nous étonner, car le premier emprunte au second son origine«. La marque caractéristique pour le noyau est la nucléine, d'ailleurs le caryoplasme et le cytoplasme contiennent des mêmes substances chimiques.

CARNOY et LEBRUN (21) observant la formation des noyaux-filles ont démontré que le nouveau noyau provient aussi du cytoplasme: »une partie notable du protoplasme est enrobée dans le jeune noyau par la nouvelle membrane nucléaire«. Pour ces auteurs la linine de SCHWARZ répond complètement à la cytoplastine de REINKE. R. HERTWIG (72) admet aussi que »die Fadennetze des Eikerns sind protoplasmatischer Natur« et suppose, qu'ils communiquent par des fentes de la membrane nucléaire avec le protoplasme environnant, duquel ils semblent prendre naissance. Nous trouvons aussi des opinions très interéssantes dans les mémoires déjà anciens de HEITZMANN (66) qui a constaté l'apparition des noyaux dans divers endroits du proto-

plasme et de STRICKER (150) qui admet que »der Kern entsteht aus dem Zellleibe und ist nichts als Protoplasma in einer eigentümlichen Anordnung und wahrscheinlich auch in einem eigentümlichen chemischen Zustande« et après que »der Kern sowie das bläschenförmige Kernkörperchen können schwinden, respektive wieder im Zellleibe aufgehen«. VAN BENEDEN (8) suppose une continuité organique entre les éléments du réticulum nucléoplasmique et les fibrilles constitutives du protoplasme. »La structure du réseau nucléoplasmique, avant son envahissement par la chromatine, comme après le retrait de cette substance, est très semblable, voir même identique à celle du protoplasme«. WILSON (163) soutient l'opinion que la linine correspond à la cytoplastine, et ZACHARIAS (166) croit, que »protoplasmatische Beschaffenheit der Netzwerke im Kern« peut être acceptée. Le noyau est constitué de nucléine et de plastine, cette dernière substance forme le réticulum et les nucléoles.

Ainsi RŮŽIČKA dans son recent travail (142) sur la nature chimique et morphologique de la plastine démontre, que cette substance est répartie dans l'élément cellulaire entier, alors dans le cytoplasme et le noyau. Il considère la plastine comme »Aufbauprodukt der Stoffwechselvorgänge in der lebenden Masse« et ne voit aucune différence entre la plastine et la linine, donc entre le cytoplasme et le caryoplasme. L'auteur admet d'après ses observations que »unterscheidet sich der Kern von dem Cytoplasma bloß durch die Gegenwart von im Magensaft unlöslichen, Alloxurbasen als Spaltungsprodukte liefernden, basische Farbstoffe substantiv annehmenden Eiweißstoffen«.

La liste des travaux dans lesquels nous trouvons de semblables opinions est beaucoup plus longue. Dans chaque mémoire qui traîte de la question du noyau cellulaire, nous rencontrons le nom de »plastine«, usité pour la désignation de la substance fondamentale du noyau, ce qui prouve que ces auteurs, s'ils n'acceptent pas l'identité complète de la plastine nucléaire avec la cytoplastine, reconnaissent au moins une ressemblance évidente entre ces deux substances.

A côté de ces opinions nous en trouvons aussi d'autres, qui nient l'identité, même la ressemblance de la linine (caryoplastine) avec la cytoplastine. NĚMEC (114) a étudiée la nature chimique des chromosomes et de leur substance fondamentale dans les noyaux des cellules végétales et a demontré que la linine du noyau se dissout dans le suc gastrique, tandis que la plastine reste insoluble. D'après lui on peut alors différencier chimiquement ces deux substances, parce que leurs propriétés chimiques ne sont pas identiques.

En tout cas nous rencontrons dans la bibliographie beaucoup plus d'observations qui admettent l'identité de la linine ou plastine nucléaire avec la cytoplastine, la matière fondamentale du cytoplasme, qui prend part à tous les processus vitaux de la cellule.

Les observations purement morphologiques que nous avons faites sur les noyaux des cellules entériques semblent parler pour l'identité complète du caryoplasme et du cytoplasme. C'est surtout la structure morphologique et les différenciations du cytoplasme, après la coloration de ce dernier qui correspondent à la structure, aux formations et à la coloration de la linine (plastine nucléaire).

Le cytoplasme, comme de nombreuses recherches l'ont montré, peut présenter des structures très variables — granuleuse, filamenteuse, réticulaire, vacuolaire, qui sont l'expression de divers états fonctionnels auxquels il prend part comme substance vivante. Dans le protoplasme, souvent sans structure évidente, apparaissent des formations très différenciées qui prennent la forme de grains de taille variable, de filaments qui parcourent le protoplasme dans divers sens; dans ce protoplasme amorphe apparaissent des vacuoles qui proviennent sans doute de la colliquation, du gonflement des grains protoplasmiques, — toutes ces différenciations donnent une marque caractéristique pour la structure de cette matière vivante. Nous voyons la même chose dans le noyau, dans sa substance fondamentale. Celle-ci change aussi continuellement sa structure, et tous ces changements, comme nous l'avons démontré de façon précise, n'atteignent toujours que la substance achromatique, la linine, qui sert de base à la nucléine. C'est surtout dans les noyaux dans lesquels la chromatine a complètement disparu par suite de passage dans le cytoplasme, que la ressemblance de la substance fondamentale du noyau et du cytoplasme apparaît nettement. Dans ce cas il est souvent difficile de dire, s'il existe réellement des différences entre le noyau débarassé de chromatine et le cytoplasme environnant: où est-elle la limite précise entre ces deux constituants de la cellule. Le défaut de membrane nucléaire accentuée et de chromatine dans le noyau, ainsi que la coloration tout à fait identique du réticulum lininien et de la charpente cytoplasmique augmentent encore cette ressemblance.

Le caryoplasme (la linine) passe par les mêmes changements structuraux que le cytoplasme, la linine réalise des formations tout à fait semblables que la cytoplastine. Existe-t-il une différence structurale p. e. entre les formations ergastoplasmiques, filaments basaux, cytochromosomes ou autres différenciations protoplasmiques

imprégnées de chromatine éliminée du noyau, et les filaments, le réseau de linine dans l'intérieur du noyau? La même structure morphologique, la même coloration avec des colorants dits plasmatiques caractérisent ces deux sortes de différenciations après la disparition de la chromatine. Peut-on les considérer comme formées de deux substances différentes?

La membrane nucléaire semble un obstacle pour admettre l'identité du caryoplasme et du cytoplasme. Cette membrane est-elle toujours bien visible dans tous les noyaux examinés? Est-ce vraiment une membrane in sensu strictiori constituée d'une substance chimiquement différente, comme le supposent les anciens auteurs? Il nous semble, que non. Nous avons traité plus longuement dans notre mémoire précédent (105) de la question de la membrane nucléaire et nous sommes arrivé à cette opinion, qu'il existe entre le noyau et le protoplasme une formation membraniforme, mais qui est beaucoup plus évidente du côté du protoplasme que du côté du noyau. Très souvent même cette membrane se dessine seulement comme une ligne tout à fait nette et tranchée à l'endroit où se rencontrent ces deux parties constituantes de la cellule. Il nous semble tout à fait injustifié d'admettre une membrane spéciale, constituée d'amphipyrénine, donc d'une substance propre, chimiquement différente. Cette membrane nucléaire doit plutôt être considérée comme une formation membraniforme et comparée, comme nous l'avons fait dans notre mémoire (l. c.) »à la membrane artificielle qui se forme entre deux substances chimiquement différentes et de consistance gélatineuse qui ne se mélangent pas en se rencontrant«. D'ailleurs nous connaissons un grand nombre des membranes tantôt externes qui délimitent la cellule du milieu extérieur, tantôt internes, par lesquelles le protoplasme se limite des vacuoles ou des corps de toute nature que la cellule renferme. Ces membranes, surtout internes, ne diffèrent en rien du protoplasme environnant. Une telle membrane peut se former momentanément pour disparaître bientôt. Les œufs p. e. s'entourent après la fécondation d'une membrane qui peut être détachée et cette opération n'influence en rien sur le développement de l'œuf. Ce sont donc dans beaucoup de cas des formations transitoires qui peuvent disparaître pour se former de nouveau. Nous considérons aussi la membrane nucléaire comme une formation passagère, d'autant plus que de nombreuses observations ont démontré que la membrane nucléaire fait très souvent défaut et que les substances nucléaires et protoplasmiques se mélangent ensemble. »Der Kern zuweilen in einer

höchst innigen Berührung mit dem Zellplasma steht, welche eine Unterscheidung der Bestandteile beider Gebilde zumal an ihrer Grenze geradezu unmöglich macht. Von einer Grenze kann dann allerdings nicht gesprochen werden, denn eine solche ist eben nicht vorhanden, sondern Kern und Zellsubstanz gehen ineinander über« [KORSCHELT (84)]. HENKING (67), LEYDIG (93) et nous même (105) avons fait les mêmes observations.

Existe-t-il, dans ces conditions, des différences structurales bien nettes entre le caryoplasme et le cytoplasme, la chromatine qui se trouve dans le premier mise à part? Et pendant le processus caryocinétique, quand le noyau perd ses limites précises du côté du protoplasme et quand la substance nucléaire propre entre dans le cytoplasme sous la forme de corps bien caractéristiques, c'est à dire de chromosomes, existe-t-il alors des différences entre le caryoplasme et le cytoplasme? Et le fuseau de la figure caryocinétique qui peut provenir tantôt du cytoplasme, tantôt du caryoplasme, tantôt enfin de tous les deux, présente-t-il quelques différences provenant de son origine variable? Il nous semble, que non.

Les observations sur l'appareil nucléaire des êtres inférieurs, Bactéries, Cyanophycées, Flagellés, Infusoires, chez lesquels le noyau ne se présente pas comme un corps compacte, unique, mais le plus souvent comme des granulations chromatiques réparties dans le protoplasme, ne démontrent-elles pas suffisamment que la substance chromatique (nucléaire) peut occuper n'importe quel endroit du protoplasme? Peut-on supposer qu'il y a ici une substance fondamentale spéciale pour ces granulations chromatiques disséminés dans le protoplasme?

Nous n'avons pas l'intention d'énumérer ici toutes ces nombreuses observations si interéssantes et si curieuses sur les appareils nucléaires de ces organismes inférieurs; nous voulons seulement mentionner les observations de DOBELL (28) qui a montré que chez les infusoires *Chromidina elegans* et *coronata* le noyau présente la forme d'un réseau magnifique disséminé dans le protoplasme. Cet appareil nucléaire est constitué, d'après l'auteur, de substance chromatique et de plastine qui forme la substance fondamentale pour la nucléine. Cette substance fondamentale pour la chromatine est-elle autre chose que des différenciations cytoplasmiques? D'après toutes ces observations il faut admettre que le caryoplasme a la même valeur que le cytoplasme, que ces deux substances s'unissent directement, qu'elles montrent les mêmes propriétés morphologiques, les mêmes affinités pour

les colorants, qu'elles subissent les mêmes changements structuraux pendant les divers états fonctionnels de l'élément cellulaire entier. Tout cela prouve qu'il est nécessaire d'identifier le caryoplasme et le cytoplasme, la linine ou plastine nucléaire avec la cytoplastine. C'est pourquoi nous croyons que le nom de »linine« qui a été introduit par Schwarz dans la cytologie peut être abandonné, car cette substance répond à l'autre déjà connue sous le nom de »plastine«. Il existe une différence seulement entre le caryoplasme et le cytoplasme, à savoir que le caryoplasmc est imprégné plus ou moins de chromatine, qui se caractérise chimiquement et morphologiquement des autres substances protoplasmiques. Mais cette différence entre le caryoplasme et le cytoplasme n'est que temporaire, car comme nous l'avons vu, la chromatine quitte à certains moments — surtout pendant les fonctions végétatives — les formations caryoplasmiques (lininiennes) pour passer dans le cytoplasme et y former des nouvelles agglomérations chromatiques p. e. le chromidium, ou imprégner les formations ergastoplasmiques. On a constaté aussi chez les Infusoires, dont nous avons parlé plus haut, que la chromatine disséminée dans le protoplasme se ramasse avant la division dans un territoire circonscrit de ce dernier et constitue un noyau de forme typique. Après la division de ce noyau la substance chromatique se répartit de nouveau dans le protoplasme des individus nouveaux (Gruber). Ces changements dans la configuration du noyau ne parlent-ils pas aussi en faveur de l'opinion que la substance fondamentale de la chromatine est de nature protoplasmique?

Nous voulons encore mentionner l'opinion exprimée par Růžička (141) dans son mémoire; que »der Zellkern kein stabiles Gebilde sein muß, sondern ein Gebilde, das während des Lebens im Cytoplasma untergehen und sich wieder neubilden kann, und daß es Umstände geben kann, unter welchen der Kern selbst in der Zeit seiner größten Funktionsentfaltung als morphologisches Element aufhören kann zu existieren (l. c. pag. 633).

C'est pourquoi nous croyons que les recherches sur les cellules entériques des Isopodes ainsi que les nombreuses observations des autres auteurs sur les organismes inférieurs et des éléments très divers d'animaux supérieurs permettent d'émettre l'hypothèse, que le noyau ne peut être considéré comme un organ spécial de la cellule dont la structure diffère complètement de celle du cytoplasme, mais plutôt comme un territoire du protoplasme cellulaire, dans lequel serait déposée la substance

nucléaire propre, la chromatine et cela d'une façon non pas définitive, mais temporaire. La chromatine peut se transporter d'un endroit à un autre et former dans le protoplasme de nouvelles agglomérations (»noyaux«).

Les observations de R. Hertwig sur les réseaux chromidiaux dans le protoplasme des Protozoaires, aux dépens desquels se forment les nouveaux noyaux, les observations des noyaux richement ramifiés, dont les parties peuvent se dissoudre dans le protoplasme pour se reformer de nouveau dans d'autres endroits; les changements de place qu'occupe la substance chromatique dans le protoplasme de certains Infusoires; les observations anciennes de Stricker (l. c.) sur l'origine des noyaux, enfin les hypothèses de transformation du protoplasme en des matières chromatiques [Loeb (l. c.), Loewenthal (l. c.)] donnent un solide appui à cette hypothèse.

La substance chromatique, dans les éléments cellulaires d'êtres supérieurs, occupe seulement un seul territoire du cytoplasme; c'est peut être la conséquence du plus petit volume de ces éléments, de leur fonction plus spécialisée, du besoin moins développé de chromatine pour les processus fonctionnels du protoplasme. Cette condition est peut-être aussi cause que ce territoire se limite plus nettement du côté du protoplasme avec une formation membraniforme. Mais quand la cellule possède un volume plus grand, quand les fonctions végétatives de l'élément cellulaire augmentent, quand le besoin de chromatine pour le fonctionnement normal du protoplasme s'accroit, le noyau perd sa délimitation, la chromatine change de position dans le cytoplasme, les particules de cette matière envahissent le cytoplasme entier pour pouvoir accompagner plus facilement les processus fonctionnels.

D'après tout ce que nous avons dit plus haut, la définition du noyau doit être modifiée en ce sens qu'il représente seulement l'endroit, le territoire du protoplasme dans lequel se dépose la substance chromatique, si importante pour tous les processus fonctionnels de l'élément cellulaire.

D'après cette définition le »noyau« doit montrer une structure très simplifiée, ce que nous voyons en réalité, car il faut rejeter toutes les substances qu'on a décrit dans son intérieur et auxquelles on a donné des noms si nombreux et si différents de linine, paralinine, amphipyrénine, oxychromatine, lanthanine, œdématine etc. Le »noyau« serait constitué de protoplasme et de nucléine; la structure différente que nous voyons dans les divers éléments cellulaires dé-

pend seulement des différenciations protoplasmiques variables qui sont imprégnées de nucléine, qui est le seul constituant principal et caractéristique de certain territoire du protoplasme. Cette opinion peut être acceptée d'autant plus que, comme SCHLATER (143) l'a démontré, les substances qu'on a décrit et figuré dans l'intérieur du noyau et que l'on a considéré comme constituants propres à ce corps p. e. les granulations d'oxychromatine, d'œdématine se rencontrent aussi dans le cytoplasme. Le caryoplasme et le cytoplasme ne présentent donc aucune différence substantielle.

Il faut encore dire quelques mots du liquide, connu sous le nom de »suc nucléaire« qui doit remplir la cavité nucléaire et qui pour TELLYESNICZKY (l. c.) p. e. est le constituant le plus important du noyau. Puisque nous avons démontré que le noyau constitue seulement un endroit du cytoplasme dans lequel se trouve déposée la chromatine, il faut considérer le suc nucléaire comme une substance protoplasmique, qui très souvent change de composition à cause de son imbibition par la chromatine dissoute, c'est pour cela qu'il montre une coloration plutôt basique. La présence de nucléine dans le caryoplasme peut provoquer à notre avis l'apparition d'une membrane »entre deux substances chimiquement différentes et de consistance gélatineuse«. D'ailleurs cette substance (suc nucléaire) ne diffère en rien de la substance fondamentale du cytoplasme.

D'après toutes ces observations il semble justifié d'émettre l'hypothèse que l'élément cellulaire doit être considéré comme une unité morphologique et physiologique qui est composé d'une substance vivante que nous appelons protoplasme, dans laquelle s'accumule le plus souvent en un endroit circonscrit une autre substance morphologiquement et chimiquement différente que nous appelons la nucléine ou chromatine, une substance de haute énergie qui prend part à tous les processus vitaux qui ont lieu dans la cellule.

Pour le moment il est encore difficile de caractériser de façon plus précise la définition, la nature et la constitution du nucléole qui joue sans doute un rôle important pour l'élaboration de la chromatine. En tout cas c'est un organ par excellence sécréteur qui élabore la nucléine qui se dépose dans le cytoplasme autour de lui aux dépens des matériaux qui lui sont apportés par le protoplasme.

C'est là l'hypothèse que nous ont suggéré nos recherches antérieures sur la relation du noyau avec le protoplasme cellulaire (105), les observations présentes sur les changements morphologiques de la

structure nucléaire dans les cellules entériques des Isopodes et enfin les recherches des autres auteurs sur les unicellulaires.

On pourrait nous faire le reproche de comparer les observations faites sur les organismes unicellulaires avec les nôtres faites sur des organes d'animaux supérieurs. Nous savons très bien que les différences peuvent être très grandes, que les phénomènes vitaux peuvent se présenter de façon très variable chez les divers types, mais nous croyons que la structure morphologique, la constitution des substances principales, — des matières vivantes, dans lesquelles ont lieu tous les processus vitaux sont les mêmes chez tous les animaux et végétaux. Les recherches comparatives ont déjà donné tant de résultats importants pour la science histologique qu'on ne peut les négliger en aucun cas obscur.

C'est en effet seulement l'histologie comparée qui donne un appui sûr pour un grand nombre de doctrines histologiques et biologiques. Des recherches comparatives étendues encore sur un beaucoup plus grand nombre d'éléments et organes divers, donneront encore, croyons nous, un plus solide appui à l'hypothèse que nous nous sommes permis d'exprimer plus haut. —

Résumé.

Au cours de nos recherches sur les organes entériques des Isopodes marins et en premier lieu sur la structure et la fonction des noyaux des cellules épithéliales qui les tapissent, nous avons constaté les faits suivants:

1. Le noyau joue un rôle important dans l'élaboration du sécret produit dans le protoplasme cellulaire. Le noyau fournit le matériel pour cette sécrétion par l'élimination de nucléine (chromatine) dans le cytoplasme. La participation du noyau dans le processus sécrétoire est tantôt directe et se fait par le passage de la chromatine sous forme de grains séparés ou de solution, que la chromatine subit à l'intérieur du noyau; — tantôt indirecte, en ce cas la chromatine éliminée imprègne tout d'abord les formations ergastoplasmiques ou les cytochromosomes. La chromatine éliminée se transforme directement en des vacuoles sécrétrices, ou bien les grains de sécrétion sont élaborés dans le sein du protoplasme aux dépens de ce matériel chromatique.

2. La participation du noyau à la fonction sécrétrice du protoplasme est suivie de changements bien évidents de structure nucléaire.

La structure granuleuse, typique pour les noyaux des cellules entériques change en réticulaire ou en vacuolaire, ce qui dépend des processus préparatoires qui ont pour but l'élimination de la chromatine du noyau dans le cytoplasme. Les changements morphologiques de la structure nucléaire dépendent donc seulement de la fonction du noyau.

3. Ces diverses structures du noyau doivent être considérées comme des structures transitoires, passagères qui démontrent bien que la structure nucléaire n'est pas fixe, stable, mais qu'elle dépend de la fonction du noyau. Les changements structuraux les plus évidents apparaissent surtout quand la fonction nucléaire devient plus intense. Ils prouvent aussi que le terme de »noyau au repos« ne peut être accepté, car le noyau fonctionne continuellement, quoique les changements fonctionnels ne se manifestent pas toujours avec évidence.

4. Les changements de structure atteignent en premier lieu la substance fondamentale du noyau, qui sert de substratum pour la chromatine. Cette substance — la linine des auteurs — subit diverses différenciations et apparaît dans le noyau sous la forme tantôt de grains, tantôt de filaments ou enfin de vacuoles, qui sont ensuite imprégnées de la chromatine, qui ne présente d'ailleurs aucune structure. La structure du noyau dépend donc de la configuration de la substance fondamentale; la chromatine ne joue ici qu'un rôle secondaire.

5. Les propriétés morphologiques et colorables de la substance fondamentale du noyau semblent correspondre à celles de substances que Heidenhain et Reinke ont décrit dans le noyau sous les noms d'oxychromatine et d'œdématine; c'est pourquoi nous les identifions avec les formations de linine.

6. L'examen minutieux des propriétés de la linine et des différenciations qu'elle forme dans le noyau font admettre l'identité de la linine avec la cytoplastine, en d'autres termes du caryoplasme avec le cytoplasme. C'est pourquoi le caryoplasme ne diffère du cytoplasme que par la présence de nucléine qui imprègne les formations cytoplasmiques et leur donne la marque caractéristique du caryoplasme.

7. L'identité du caryoplasme et du cytoplasme, le passage de la chromatine du premier dans le second, expliquent pourquoi le caryoplasme prend les propriétés du cytoplasme et vice-versa; les observations de chromatine disséminée dans le protoplasme tout

entier chez les êtres inférieurs, la transformation directe de la substance protoplasmique en substance chromatique, permettent d'emettre l'hypothèse, que le noyau n'est pas un organe spécial de la cellule, mais seulement un territoire du protoplasme dans lequel se dépose la chromatine (nucléine).

8. Le nucléole montre aussi certains changements de la structure et doit être considéré comme un corps sécréteur, dont le rôle le plus important est d'élaborer la chromatine aux dépens de materiaux qui lui sont apportés par le protoplasme.

Nos recherches nous ont permis de constater de façon précise que le travail du noyau de la cellule glandulaire accompagne le travail sécrétoire du protoplasme, que le noyau joue dans cette fonction un rôle important parce qu'il fournit le matériel nécessaire pour la production de la sécrétion au sein du protoplasme. En tous cas, on ne peut rejeter le rôle actif du protoplasme dans la fonction sécrétoire des élements glandulaires. Nos recherches ont confirmé les observations des autres auteurs; il nous a été possible également, grâce à un objet très favorable, de suivre plus exactement les diverses phases de la sécrétion et de l'excrétion nucléaire et de démontrer qu'elles sont suivies de changements morphologiques bien évidents de la structure du noyau.

Nos recherches nous ont permis aussi de démontrer d'une façon plus évidente les relations réciproques qualitatives entre le cytoplasme et le noyau, fait sur lequel Roux (139) a déjà, en 1893, appelé notre attention.

Index bibliographique.

Index bibliographique ne contient que les travaux les plus importants. La littérature sur le noyau est tellement abondante qu'il est impossible d'introduire ici tous les travaux que nous avons conseillé au cours de nos recherches. C'est pourquoi nous mentionnons seulement les mémoires de ces auteurs qui s'étaient occupés de questions le plus raprochées de nos observations.

1. Altmann, R. Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. Leipzig. 1890.
2. —— Die Struktur des Zellkerns. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abteil. 1889.
3. —— Über Kernstruktur und Netzstrukturen. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abteil. 1892.
4. —— Über Kernstrukturen und Kerntechnik. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. Göttingen. 1893.

5. Bambeke, Ch. van. Contribution à l'histoire de la constitution de l'œuf. II. Élimination d'éléments nucléaires dans l'œuf ovarien de Scorpaena scrofa L. Arch. de Biologie. T. XIII. 1895.
6. Benda, C. Weitere Beobachtungen über die Mitochondria und ihr Verhältnis zu Secretgranulationen nebst kritischen Bemerkungen. Verhandl. d. physiolog. Gesellsch. in Berlin. Jg. 1899—1900.
7. —— Die Mitochondriafärbung und andere Methoden zur Untersuchung der Zellsubstanzen. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. Versamml. Bonn. 1901.
8. Beneden, E. van. Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire. Arch. de Biologie. 1883.
9. Bonnevie, Kristine. Chromosomenstudien. Arch. f. Zellforschung Bd. I. 1908.
10. Bouin, P. Phénomènes cytologiques anormaux dans l'histogénèse et l'atrophie expérimentale du tube séminifère. Nancy. 1897.
11. —— Ergastoplasme, Pseudochromosomes et Mitochondria. A propos des fonctions ergastoplasmiques des cellules séminales chez Scolopendra cingulata. Arch. de Zoologie expérim. et génér. Vol. III. 1905.
12. Bouin, M. & P. Sur la présence de filaments particuliers dans le protoplasme de la cellule-mère du sac embryonnaire des Liliacées. Bibliographie anatom. 1898.
13. —— Sur le développement de la cellule-mère du sac embryonnaire des Liliacées et en particulier sur l'évolution des formations ergastoplasmiques. Arch. d'Anatom. microscop. Vol. II. 1899.
14. Bütschli, O. Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig. 1892.
15. —— Untersuchungen über Strukturen usw. Leipzig. 1898.
16. Carlier, E. W. Changes that occur in some cells of the Newts stomach during digestion. La Cellule, T. XVI. 1899.
17. —— De certains changements qui peuvent être observés dans les cellules du foie pendant la digestion et de leurs relations avec la sécrétion hépatique. C. R. Associat. d. Anatom. IX. Réunion, Lille, 1907.
18. —— Note on some changes observed in nuclei under varying physiological conditions. Proceed. of scottish microscop. Society. Vol. V.
19. Carnoy, J. B. La Biologie cellulaire. Lierre. 1884.
20. Carnoy, J. B. & Lebrun, H. La cytodierèse de l'œuf. La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. La Cellule. T. XII. 1897.
21. —— La fécondation chez l'Ascaris megalocephala. La Cellule. T. XIII. 1897.
22. Clark, J. Experimentals observations on the fonction of the nucleus in the vegetable cell. Report of Brit. Assoc. Meet. of Edinbourgh. 1892.
23. Conklin, E. G. The embryology of Crepidula. Journ. of Morphology, Vol. XIII. 1897.
24. Conte, A. & Vaney, C. Sur des emissions nucléaires observées chez les Protozoaires. C. R. Acad. d. Scienc. Paris. T. 135. 1902.
25. Cuénot, L. Études physiologiques sur les Crustacés décapodes. Arch. de Biologie. T. XIII. 1895.
26. Davidoff, von. Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Distaplia magnilarva, Della Valle, einer zusammengesetzten Ascidie. Mitteil. d. Zool. Station Neapel. Bd. IX. 1890.

27. Deflandre, Mlle. La fonction adipogénique du foie dans la série animale. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. 1904/5.
28. Dobell, C. C. Some observations on the infusoria parasitic iu cephalopoda. Quart. Journ. of microscop. science. Vol. LIII. 1909.
29. —— Chromidia and the binuclearity hypotheses: a review and a criticism. Quart. Journ. of microsc. science, Vol. LIII. 1909.
30. Drüner, L. Beiträge zur Kenntnis der Kern- und Zellendegeneration und ihrer Ursache. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XXVIII.
31. Duesberg, J. Der Mitochondrialapparat in den Zellen der Wirbeltiere und Wirbellosen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklg. Bd. LXXI. 1907.
32. Dumez, R. Rapports du cytoplasme et du noyau dans l'œuf de la Cytherea chione L. La Cellule, T. XIX. 1902.
33. Eismond, J. Sur la structure des chromosomes. Bibliographie anatomique. T. VI. 1898.
34. Engel, A. E. Über die Secretionserscheinungen in den Zellen der Plexus chorioidei des Menschen. Arch. f. Zellforsch. Bd. II. 1908.
35. Eycleshymer, A. C. Nuclear changes in the striated muscle cell of Necturus. Anatom. Anzeig. Bd. XXI. 1902.
36. Ferrata, A. Rapporti fra nucleolo, nucleo et granulazioni del protoplasma. Monitore zoolog. ital. Anno XVII. 1906.
37. Fick, R. Mitteilungen über die Eireifung bei Amphibien. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. in Tübingen. 1899.
38. Fischer, A. Zur Kritik der Fixirungsmethoden und der Granula. Anatom. Anzeig. Jg. IX. 1894.
39. —— Neue Beiträge zur Kritik der Fixirungsmethoden. Anatom. Anz. Jg. X. 1895.
40. —— Fixirung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena. 1899.
41. Flemming, W. Beobachtuugen über die Beschaffenheit des Zellkerns. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Eutwicklg. Bd. XIII. 1876.
42. —— Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwicklg. Bd. XVI. 1879.
43. —— Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. III. Teil. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklg. Bd. XX. 1882.
44. —— Zellsubstanz, Kern und Zellteilung. Leipzig. 1882.
45. —— Über die Bilduug von Richtungsfiguren in Säugetiereiern beim Untergang Graaf'scher Follikel. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anatom. Abteil. 1885.
46. —— Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw. Bd. XXIX. 1887.
47. Frenzel, J. Über die Mitteldarmdrüse der Crustaceen. Mitteil. d. Zool. Stat. in Neapel, 1884.
48. —— Die nucleoläre Kernhalbieruug. Ein Beitrag zur Kenntnis des Zellkerns und der amitotischen Epithelregeneration. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwicklg. Bd. XXXIX. 1892.
49. Frommann, C. Untersuchungen über Struktur, Lebenserscheinungen und Reaktionen tierischer und pflanzlicher Zellen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. XVII. 1884.
50. Galeotti, G. Über die Granulationen in den Zellen. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. XII. 1895.

51. GARNIER, CH. Contribution à l'étude de la structure et du fonctionnement des cellules glandulaires séreuses (Du rôle de l'ergastoplasme dans la sécrétion). Thèse. Nancy. 1899.
52. GAULE, J. Kernteilungen im Pankreas des Hundes. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt. 1880.
53. —— Kerne, Nebenkerne und Cytozoen. Centralbl. für die medic. Wissenschaft. 1881.
54. GERASSIMOFF, J. J. Über die Lage und die Fnnktion des Zellkerns. Bullet. de la Soc. Impér. de Natural. de Moscou. 1900.
55. GILMAN, P. K. The effect of fatigue on the nuclei of voluntary muscle cells. Americ. Journ. of Anat. Vol. II 1902/3.
56. GILSON. La soie et les appareils séricigènes. La Cellule. T. VI. 1890.
57. GOLDSCHMIDT, R. Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. (Histologische Untersuchungen an Nematoden. II.) Zoolog. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere. Bd. XXI. 1905.
58. GUIEYSSE, A. Étude des organes digestifs chez les Crustacés. Arch. d'Anatom. microscop. T. IX. 1907.
59. HAMMAR, A. J. Über Secretionserscheinnngen im Nebenhoden des Hundes. Zugleich ein Beitrag zur Physiologie des Zellkerns. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. Supplbd. 1897.
60. HEIDENHAIN, M. Beiträge zur Kenntnis der Topographie und Histologie der Kloake und ihrer drüsigen Adnexa bei den einheimischen Tritonen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklg. Bd. XXXV. 1890.
61. —— Über Kern und Protoplasma. Festschrift f. A. v. KÖLLIKER.
62. —— Nene Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehung zum Kern- und Zellenprotoplasma. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw. Bd. XLIII. 1894.
63. —— Plasma und Zelle. Jena, 1907.
64. —— Über die Struktur der Darmepithelzellen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklg. Bd. LIV. 1899.
65. HEIDENHAIN, R. Beiträge zur Lehre von der Speichelabsonderung. Studien d. physiol. Instituts Breslau, 1868.
66. HEITZMANN, C. Untersuchungen über das Protoplasma. Sitzungsberichte der Wiener Akademie. 1873.
67. HENKING. Die ersten Entwicklungsvorgänge im Fliegenei. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. XLVI. 1888.
68. HENNEGUY, F. Leçons sur la cellule. Paris. 1896.
69. HENRY, A. Étude histologique de la fonction sécrétoire de l'épididyme chez les vertebrés supérieurs. Arch. d'Anat. microsc. T. III. 1900.
70. HERMANN, F. Über regressive Metamorphosen des Zellkerns. Anat. Anz. Jg. III. 1888.
71. —— Beiträge znr Histologie des Hodens. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwicklg. Bd. XXXIV. 1889.
72. HERTWIG, R. Beiträge zu einer einheitlichen Auffassung der verschiedenen Kernformen. Morpholog. Jahrb. Bd. II. 1876.
73. —— Über die Bedeutung der Nucleolen. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morph. u. Physiol. München. 1898.
74. —— Protozoen- und die Zelltheorie. Arch. f. Protistenkunde. Bd. I. 1902.
75. —— Über physiologische Degeneration bei Actinosphaerinm Eichhornii. Festschrift für HÄCKEL. 1904.

76. Hertwig, R. Über den Chromidialapparat und den Dualismus der Kernsubstanzen. Sitzungsb. d. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. München. 1907.
77. Hofer, B. Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß des Kerns auf das Protoplasma. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. XXIV. 1890.
78. Hoffmann, W. R. Über die Ernährung der Embryonen von Nassa mutabilis Lam. Ein Beitrag zur Morphologie und Physiologie des Nucleus und Nucleolus. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. LXXII. 1902.
79. Holmgren, N. Über die Exkretionsorgane des Apion flaviceps und Dacytes niger. Anat. Anzeiger. Jg. XXII. 1902.
80. Huie, L. Changes in the cell-organs of Drosera rotundifolia, produced by feeding with eggalbumen. Quart. Journ. of micr. science. Vol. XXXIX. 1897.
81. Klaatsch, H. Über Kernveränderungen im Ectoderm der Appendicularien bei der Gehäusebildung. Morpholog. Jahrb. Bd. XXIII. 1895.
82. Klebs, G. Über den Einfluß des Kerns in der Zelle. Biolog. Centralbl. Bd. VII. 1887.
83. Kölliker, A. von. Handbuch der Gewebelehre des Menschen. VI. Auflage. Leipzig. 1889.
84. Korschelt, E. Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zoolog. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd, IV. 1891.
85. —— Über die Struktur der Kerne in den Spinndrüsen der Raupen. Ein Beitrag zur Kenntnis vom feineren Bau des Zellkerns. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw. Bd. XLVII. 1896.
86. —— Über den Bau der Kerne in den Spinndrüsen der Raupen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw. Bd. IL. 1897.
87. Kossel, A. Weitere Beiträge zur Kenntnis der Nucleinsäure. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt. 1894.
88. Laguesse, E. Corpuscules paranucléaires (parasomes), filaments basaux et zymogène dans les cellules sécrétantes (pancréas, sous-maxillaire). Cinquanténaire Soc. d. Biologie. Paris. 1899.
89. —— Sur les paranuclei et le mécanisme probable de l'élaboration dans la cellule pancréatique de la Salamandre. XIII. Congrès internat. de médicine. Paris. 1900.
90. Launoy, L. Sur quelques phénomènes nucléaires de la sécrétion. C. R. d. séanc. d'Acad. d. sciences. Paris. T. 136. 1903.
91. —— Les phénomènes de pyrénolyse dans les cellules de la glande hépatopancréatique de l'Eupagurus Bernardus. C. R. Acad. d. Sciences. Paris. T. 136. 1903.
92. —— Contribution à l'étude des phénomènes nucléaires de la sécrétion. (Cellules à venin — cellules à enzyme.) Annales des scienc. naturel. Zoologie. T. XVIII. 1903.
93. Leydig, F. Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Tiere. Bonn. 1883.
94. —— Zelle und Gewebe. Bonn. 1885.
95. Lilienfeld, L. Über die Wahlverwandtschaft der Zellenelemente zu gewissen Farbstoffen. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abteil. 1893.
96. Limon, M. Phénomènes histologiques de la sécrétion lactée. Journal de l'Anat. et de la Physiol. Année 1902.

97. Loeb, J. Die Giftigkeit des atmosphärischen Sauerstoffes für die Eier des Seeigels (Strongylocentrotus purpuratus) nach dem Prozeß der Membranbildung. In »Untersuchungen über künstliche Parthenogenese«. Leipzig. 1906.

98. Loewenthal, N. Contribution à l'étude des granulations chromatiques ou nucléoides. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. Année 1906.

99. Lugaro. Sulle modificazioni delle cellule nervose nei diversi stati funzionali. Lo Sperimentale. Anno XLIX. 1895.

100. Malfatti, H. Zur Chemie des Zellkerns. Berichte d. naturwiss.-medic. Vereins zu Innsbruck. Jg. XX. 1891/2.

101. Mann, G. The functions, staining reactions, and structure of nuclei. Report of the British Assoc. Meet. of Edinbourgh. 1892.

102. —— Histological changes induced in sympathetic, motor and sensory nerve cells by functional activity. Journ. of Anat. a Physiol. Vol. XXIX. 1894.

103. Mayer, P. Beruht die Färbung der Zellkerne auf einem chemischen Vorgange oder nicht? Anatom. Anzeig. Jg. XIII. 1897.

104. Maziarski, S. Recherches cytologiques sur les organes segmentaires des Vers de terre. Arch. polon. des sciences biolog. et médical. Vol. II. 1903.

105. —— Contribution à l'étude de la relation du noyau avec le protoplasme cellulaire. Bullet. de l'Acad. d. Sciences, Cracovie 1904.

106. Mc Murrich, P. J. The epithelium of the so-called midgut of the terrestrial isopods. Journ. of Morphol. Vol. XIV. 1898.

107. Metzner, R. Beiträge zur Granulalehre. I. Kern und Kernteilung. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt. 1894.

108. Meves, Fr. Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Cytologische Studien am Hühnerembryo. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickl. Bd. LXXII. 1908.

109. Montgomery, T. H. Comparative cytological studies, with especial regard to the morphology of nucleolus. Journ. of Morphol. Vol. XV. 1899.

110. Moroff, Th. Die physiologische Bedeutung des Kerns bei der Entstehung der Muskeln. Centralbl. f. Physiol. Bd. XXII. 1908.

111. —— Nucleolen, Karyosom und ihre Funktion. Centralbl. f. Physiol. Bd. XXI. 1907.

112. —— Die bei den Cephalopoden vorkommenden Aggregataarten als Grundlage einer kritischen Studie über die Physiologie des Zellkerns. Arch. f. Protistenk. Bd. XI. 1908.

113. Murlin, R. J. Absorption and secretion in the digestive system of the land Isopods. Proceed. of the Acad. of nat. scienc. of Philadelphia. 1902.

114. Němec, B. Zur Mikrochemie der Chromosomen. Berichte d. deutsch. Bot. Gesellsch. Bd. XXVII. 1909.

115. Nicolaïdes & Melissinos. Untersuchungen über einige intra- und extranucleäre Gebilde im Pancreas der Säugetiere auf ihre Beziehung zu der Sekretion. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt. 1890.

116. Nissl, F. Die Beziehungen der Nervenzellensubstanzen zu den tätigen, ruhenden und ermüdeten Zuständen. Allgem. Zeitschr. f. Psychiatrie. 1896.

117. Nussbaum, M. Über den Bau und die Tätigkeit der Drüsen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklg. Bde: XIII. 1877; XV. 1879; XVI. 1879.
118. Ogata, M. Die Veränderungen der Pankreaszellen bei der Secretion. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt. 1883.
119. Pergens. Action de la lumière sur les éléments nerveux de la retine. Bullet. de l'Acad. royale de médec. d. Belgique. 1896.
120. Phisalix, C. Mme. Travail sécrétoire du noyau dans les glandes granuleuses de la Salamandre terrestre. C. R. Soc. Biologie. Paris. 1900.
121. Phisalix-Picot, C. Mme. Recherches embryologiques, histologiques et physiologiques sur les glandes à venin de la Salamandre terrestre. Thèse. Paris. 1900.
122. Pick, Fr. Über morphologische Differenzen zwischen ruhenden und erregten Ganglienzellen. Deutsche med. Wochenschr. 1898.
123. Platner. Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Teilung. IV. Die Entstehung und Bedeutung der Nebenkerne im Pankreas. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw. Bd. XXXIII. 1889.
124. Prenant, A. Rapports du noyau et du corps protoplasmique dans les cellules des tubes hépatiques de l'Oniscus murarius. C. R. Societé de Biologie. 1897.
125. —— Sur le protoplasme supérieur (Archoplasme, Kinoplasme, Ergastoplasme). Journ. de l'Anat. et de la Physiol. Années 1898 et 1899.
126. —— Traité d'Histologie. Tome I. Cytologie générale et spéciale. Paris. 1904.
127. Pugnat. Les modifications histologiques des cellules nerveuses dans l'état de fatigue. C. R. Acad. des Sciences. Paris. 1897.
128. Rath, O. vom. Über den feineren Bau der Drüsenzellen des Kopfes von Anilocra mediterranea Leach im Speziellen und die Amitosenfrage im Allgemeinen. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. LX. 1895.
129. Regaud, Cl. Sur les variations de chromaticité des noyaux dans les cellules à fonction sécrétoire. C. R. Societé de Biologie. Paris. 1902.
130. Regaud et Mawas. Ergastoplasme et Mitochondries dans les cellules de la glande sous-maxillaire de l'homme. C. R. Societé de Biologie. 1909.
131. Regaud, Cl. & Policard, A. Phénomènes sécrétoires, formations ergastoplasmiques et participation du noyau à la sécrétion dans les cellules des corps jaunes chez le hérisson. C. R. Soc. de Biologie. Paris. 1901.
132. Reichenow, E. Die Rückbildungserscheinungen am Anurendarm während der Metamorphose und ihre Bedeutung für die Zellforschung. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklgsgesch. Bd. LXXII. 1908.
133. Reinke, Fr. Über einige Versuche mit Lysol an frischen Geweben zur Darstellung histologischer Feinheiten. Anat. Anz. Jg. VIII. 1893.
134. —— Über einige weitere Resultate der Lysolwirkung. Ibidem.
135. —— Zellstudien. D. Über die Struktur des Kerns. E. Über die Differenzierung einiger Kernarten. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw. Bd. XLIII. 1894.
136. —— Zellstudien. II. Teil. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw. Bd. XLIV. 1894.
137. Rohde, E. Untersuchungen über den Bau der Zelle. I. Kern und Kernkörper. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. LXXIII. 1903.
138. Rosen, F. Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenzellen. II. Studien über die Kerne und die Membranbildung bei Myxomyceten und Pilzen. Cohn's Beiträge zur Biol. d. Pflanzen. Bd. VI. 1893.

139. Roux, W. Über richtende und qualitative Wechselwirkungen zwischen Zellleib und Zellkern. Zoolog. Anzeig. 1893.
140. Ruge, G. Vorgänge am Eifollikel der Wirbeltiere. Morphol. Jahrb. Bd. XV. 1889.
141. Růžička, V. Struktur und Plasma. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklg. Bd. XVI. 1906.
142. —— Zur Kenntnis der Natur und Bedeutung des Plastins. Arch. f. Zellforsch. Bd. I. 1908.
143. Schlater, G. Zur Morphologie der Zelle. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw. Bd. XLIV. 1894.
144. Schmidt, C. Über Kernveränderungen in den Secretionszellen. Inaug.-Dissert. Breslau. 1882.
145. Schmitz, Fr. Untersuchungen über die Struktur des Protoplasmas nnd der Zellkerne der Pflanzenzellen. Sitznngsber. d. niederrh. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde zu Bonn. 1880.
146. Siedlecki, M. O znaczeniu karyosomn. Rozpr. wydz. mat.-przyrodn. Akad. nmiejetn. Kraków. T. XLIV. B. 1905.
147. Solger, B. Zur Kenntnis der secernierenden Zellen der Glandula submaxillaris des Menschen. Anat. Anz. Jg. IX.
148. —— Über den feineren Bau der Glandnla submaxillaris des Menschen. Festschrift f. C. Gegenbaur. 1896.
149. Strasburger, E. Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute. Jena. 1882.
150. Stricker. S. Über die Entstehung des Kerns. Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. Wien. 1877.
151. Tellyesniczky, K. v. Zur Kritik der Kernstrukturen. Arch. f. mikr. Anat. n. Entw. Bd. LX. 1902.
152. —— Die Beschaffenheit der Kerne und ihr Verhältnis zn der Mitose. Anat. Anz. Ergänznngsh. Bd. XXV. 1904.
153. —— Ruhekern und Mitose. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklg. Bd. LXVI. 1905.
154. Vejdovský, F. Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung. Prag. 1907.
155. Ver Eecke, A. Modifications de la cellule pancréatique pendant l'activité sécrétoire. Arch. de Biologie. T. XIII. 1895.
156. Verworn, M. Die physiologische Bedeutung des Zellkerns. Pflüger's Archiv f. d. gesammte Physiol. Bd. LII. 1892.
157. Vigier, P. Note sur le rôle dn nucléole dans la sécrétion. C. R. Societé de Biol. Paris. 1900.
158. —— Le nucléole. Morphologie et Physiologie. Thèse. Paris. 1900.
159. —— Le nucléole dans les glandes à venin du Triton. C. R. XIII. Congrès internat. de médecine. Paris. 1900.
160. —— Les pyrénosomes (parasomes) dans les cellules de la glande digestive de l'écrevisse. C. R. Associat. anat. III. Congrès, Lyon. 1901.
161. —— Sur l'origine des parasomes ou pyrénosomes dans les cellnles de la glande digestive de l'écrevisse. C. R. Acad. d. sciences. Paris. 1901.
162. Weissmann & Ischikawa. Über die Paracopulation im Daphnidenei sowie über Reifung und Befruchtung desselben. Zoolog. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. IV. 1889.

163. Wilson, B. E. The Cell in development and inheritance. Second edition. 1900.
164. —— Experimental studies in cytology. I. A cytological study of artificial parthenogenesis in Sea-urchin eggs. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. XII. 1901.
165. Zacharias, E. Über Chromatophilie. Berichte d. deutsch. Botan. Gesellsch. 1893.
166. —— Über den Zellkern. Botan. Zeit. Bd. XL. 1882.

Explication des figures de la planche XXIV—XXVII.

Toutes les figures ont été dessinées à la chambre claire d'Abbe avec l'immersion homogène de Zeiss 2.0, 1.30 et avec l'oculaire compensatenr 8, sauf qnelques figures pour lesquelles le grossissement est désigné séparément. Les images ont été projetées snr la table à dessiner à la hauteur de la platine du microscope.

Planche XXIV.

Fig. 1. *Sphaeroma* normal. Fixation avec le liqnide de Mann; coloration par le bleu-d'ean et l'éosine. Coupe transversale des tubes entériques; une partie d'organe a été dessinée. Grossissement: objectif apochromatique de Zeiss, 8.0, 0.65, oculaire compensateur 8. Le protoplasme des cellules glandulaires est grannleux; il est plus vacuolaire dans les parties internes; les noyaux montrent une structure et surtont une coloration variable et une polichromaticité évidente. Le nncléole dans la plnpart des noyaux présente seul une coloration ronge par l'éosine.

Fig. 2. *Sphaeroma* normal. Fixation avec le liquide de Mann; coloration par l'hématoxyline et l'éosine. La figure montre le noyau seul. La chromatine sous forme d'une fine poussière remplit complètement la cavité nucléaire. Dans cette masse finement granuleuse on voit des grains plus gros de la même substance basophile. Le nucléole unique a l'air d'une grande vacuole et se colore par les réactifs basiques.

Fig. 3. *Sphaeroma* à jeun pendant 5 jours. Fixation avec le liquide de Mann; coloration par l'hämalaun et l'érythrosine. Le noyau est complètement rempli de grains assez petits, de forme polyëdriqne, qui sont répartis régnlièrement dans le noyau. Ils préseutent une forte coloration violette. Le nucléole volumineux uniforme prend nne coloration rouge-foncée.

Fig. 4. *Idothea.* Fixation avec le liqnide de Mann, coloration par l'hématoxyline et l'éosine. La cavité nucléaire est remplie d'uue substance amorphe, colorée légèrement par l'éosine, dans laquelle se trouvent plongés de petits grains chromatiques basophiles. Ces grains sont répartis très irrégulièrement dans l'intérieur du noyau, s'amassent en des petits ilots grannleux on forment des chaînettes. Une plus grande quantité de grains se trouve contre la membrane nucléaire, d'autres entourent le nncléole fortement acidophile. Dans son intérieur on voit nne vacuole sous la forme d'un espace clair; elle est légèrement colorée et de la même façon que la snbstance nucléolaire.

Fig. 5. *Woshea.* Fixation avec le liquide de Carnoy; coloration par l'hématoxyline ferrique et le vert-lumière. La chromatine fortement colorée en

noir prend la configuration de grains qui sont répartis de façon tout à fait irrégulière dans la cavité nucléaire. Tantôt ils s'alignent et forment des chaînettes qui de nouveau s'unissent en des figures astéroides, dont le point central est ocupé par des grains plus volumineux; tantôt les grains s'amassent en des ilots granuleux de forme variable. Le nucléole unique coloré de la même façon que la chromatine, est entouré par une couronne de petits granules chromatiques.

Fig. 6. *Sphaeroma* normal. Fixation avec le liquide de MANN; coloration par l'hématoxyline et l'éosine. Les grains chromatiques ont augmenté de volume et remplissent presque complètement la cavité nucléaire, où ils sont répartis assez régulièrement. Les grains plus petits sont entremelés avec d'autres plus grands. Le nucléole coloré en rouge-foncé montre dans son intérieur quelques vacuoles claires; trois d'entre elles s'unissent en forme de trèfle. Les grains chromatiques sont plongés dans une substance tout à faite amorphe.

Fig. 7. *Sphaeroma* normal. Fixation avec le liquide de MANN; coloration par l'hématoxyline et l'éosine. Le noyau seul a été dessiné. La cavité nucléaire est remplie d'une masse complètement amorphe colorée légèrement rouge, dans laquelle sont plongés de très volumineux grains chromatiques. La surface de ces sphères chromatiques n'est pas lisse; elle est comme hérissé de petits prolongements pointus. Le nucléole prend fortement les colorants acides et montre quelques vacuoles claires dans son intérieur.

Fig. 8. *Sphaeroma* normal. Fixation avec le liquide de MANN; coloration par le bleu-d'eau et l'éosine. La figure présente un noyau qui est composé de grains plongés dans une masse complètement amorphe très légèrement colorée par l'éosine. Les grains de taille assez considérable mais variable, ne montrent pas la même coloration. Les uns qui sont les plus nombreux, prennent une coloration rouge, ils sont donc acidophiles; les autres, les moins nombreux, montrent une coloration bleue, ils sont donc basophiles. Ils sont mélangés les uns avec les autres et sont disséminés sans ordre dans la cavité nucléaire. Le nucléole est volumineux, fortement coloré par les couleurs acides et montre quelques vacuoles, dont les trois plus superficielles possèdent des parois et un contenu colorés en bleu-faible. Un grain basophile du noyau est appliqué contre une de ces vacuoles basophiles.

Fig. 9. *Sphaeroma* normal. Fixation par le sublimé acétique; coloration: bleu-d'eau et l'éosine. Le noyau contient une quantité assez grande de grains de taille assez volumineuse qui sont plongés dans une substance amorphe presque incolore. Les grains montrent une coloration différente: les uns sont bleus (basophiles), d'autres rouges (acidophiles) mélangés les uns avec les autres. On peut aussi voir, que le milieu des grains est plus clair que la périphérie. Les grains basophiles occupent en grande quantité la partie du noyau qui est dirigée vers la lumière du canal sécréteur. Le nucléole volumineux montre une forte coloration violette et possède seulement quelques taches en forme de ruban qui prennent la coloration rouge (acide). La surface est faite aussi de la même substance acidophile; elle présente la forme d'une coquille qui entoure le corps nucléolaire.

Fig. 10. *Sphaeroma*, après 5 jours de jeûne, nourri pendant deux jours. Fixation: liquide de MANN; coloration: bleu-d'eau et éosine. Le noyau, de forme très allongée, est rempli de grains de taille assez égale, qui diffèrent par leur coloration. Les grains situés dans la partie basale du noyau montrent une coloration rouge (acide); elle est violette (basique) dans la partie opposée. La substance amorphe dans laquelle les grains sont plongés

montre les mêmes réactions colorantes. Le nucléole seul, également de forme allongée, présente une coloration rouge-vif, tout à fait uniforme.

Fig. 11. *Sphaeroma*, après 5 jours de jeûne, nourri 2 jours. Fixation: liquide de Carnoy: coloration à l'hématoxyline ferrique et vert-lumière. Le noyau de structure granuleuse montre deux parties différentes. Dans la partie basale on voit des grains chromatiques de taille variable; les plus petits sont pressés contre la membrane peu visible; les plus grands sont répartis sans ordre autour du nucléole; tous ces grains montrent une forte coloration noire, caractéristique de la substance chromatique. Dans l'autre partie du noyau les grains sont beaucoup plus volumineux et possèdent des propriétés tout à fait différentes; ils sont colorés en vert par le vert-lumière; sur ce fond acidophile on voit des particules très fines, colorées noir, irrégulièrement réparties et en quantité variable. Tantôt ces granulations noires sont nombreuses et occupent toute l'étendue des grains colorés en vert, tantôt elles sont peu nombreuses et entourent seulement sous la forme d'une couronne les grains acidophiles. Tout près de la surface interne du noyau nous voyons encore des granulations minuscules, fortement colorées, qui semblent tout à fait libres dans la cavité nucléaire. Nous rencontrons aussi en dehors du noyau, dans le cytoplasme ambiant, des granulations qui ont la même forme, la même taille et la même coloration. Le nucléole de volume considérable montre une structure vacuolaire. Les vacuoles sont assez régulières, possèdent des parois colorées noir et des cavités plus claires. La surface du nucléole est fortement colorée; elle est comme hérissée de petits appendices sphériques.

Fig. 12. *Sphaeroma* normal. Fixation: liquide de Bouin; coloration: bleu-d'eau et éosine. Le noyau montre une structure évidemment granuleuse, mais il est composé de deux sortes de grains complètement différents par leur taille et leur coloration. Toute la cavité nucléaire est remplie d'une quantité énorme de petites granulations qui se colorent en rouge; dans cette masse granuleuse se trouvent des grains plus volumineux qui peuvent être réunis par de minces filaments. Ces formations montrent une coloration violette; elles sont donc basophiles. Leur nombre est considérable. Dans une aréole un peu plus claire se trouve situé un grand nucléole sans structure, qui prend très avidement l'éosine et se colore en rouge-vif.

Fig. 13. *Idothea*. Fixation: liquide de Mann; coloration par l'hématoxyline alunée et l'éosine. La cellule entière a été dessinée; elle possède une forme allongée, son protoplasme est finement granuleux et montre quelques grandes vacuoles dans la partie interne surtout, avec quelques unes plus petites et tout à fait claires. Le noyau ne possède pas de limites précises, la membrane nucléaire semble faire défaut. Le noyau ressemble beaucoup par sa structure au noyau représenté dans la figure précédente. Il est constitué de deux substances différentes; l'une se présente sous la forme d'une masse finement granuleuse, colorée en rouge, dont la coloration est plus forte dans la partie basale du noyau, plus faible dans la partie opposée: l'autre renferme des grains de taille plus considérable et colorés en violet par l'hématoxyline. La répartition de ces grains basophiles est assez curieuse; ils sont ordinairement réunis en groupes de deux ou de trois, ou disposés en chaînettes qui ont un trajet assez capricieux. Les chaînettes ressemblent beaucoup à la configuration que prennent les streptocoques dans les cultures. Chaque grain basophile est encore entouré par un espace étroit et clair qui limite le grain de la substance granuleuse acidophile. Dans le noyau, qui dans ses parties internes ne se différencie guère du proto-

plasme cellulaire, est situé un grand nucléole de structure presque uniforme. Les limites de ce corps ne sont bien précises.

Fig. 14. *Sphaeroma* normal. Fixation: liquide de CARNOY; coloration: hématoxyline alunée et éosine. Le noyau contient une grande quantité de grains qui diffèrent les uns des autres par leur taille et leurs réactions de coloration. Les grains les plus volumineux, de contour irrégulier, qui sont répartis sans ordre dans toute la cavité nucléaire, prennent une coloration rouge faible. Auprès de ces grains acidophiles on en voit d'autres plus petits colorés en violet et appliqués sur les grains de la première variété de telle sorte que tantôt ils se recouvrent complètement, tantôt les grains colorés en rouge forment une sorte d'aréole autour de grains basophiles. Un certain nombre de grains acidophiles ne sont pas accompagnés de grains basophiles. Le nucléole volumineux présente une structure finement granuleuse; il est entouré par un mince liséré en forme de coque qui prend les colorants basiques. La surface du nucléole n'est pas lisse; elle est comme hérissée de petits grains qui semblent accolés à cette membrane basophile du nucléole.

Fig. 15. *Sphaeromá* normal. Fixation: liquide de MANN; coloration: hématoxyline alunée et éosine. La structure du noyau et la répartition de la substance nucléaire propre dans son intérieur sont très bizarres. La cavité nucléaire est remplie d'une masse finement granuleuse qui se colore très faiblement en rouge. Dans cette masse sont plongés des corps chromatiques qui présentent une configuration très variable. Près de la membrane nucléaire, très peu marquée, nous voyons des grains assez petits, de forme allongée, parmi lesquels se trouvent des sphérules plus volumineuses, très souvent alignées les unes derrière les autres. Le centre du noyau est occupé par des corps chromatiques en forme de larmes ou de bâtonnets dont la surface est plus fortement colorée que l'intérieur. Enfin nous y voyons encore trois masses chromatiques volumineuses, qui sont réunies au moyen d'un pont large et d'un filament très mince d'une façon telle qu'elles prennent un peu la forme d'un haltère. Ce pont qui les réunit prend une coloration rouge; les masses sont colorées en violet-foncé. Une de ces masses montre une écorce fortement colorée, tandis que le centre est plus clair; l'autre présente une grande quantité d'espaces tout à fait clairs qui ressemblent à des petites vacuoles, plongées dans une substance fortement basophile. — Le nucléole assez volumineux est un peu recouvert par une de ces masses chromatiques et montre une structure évidemment granuleuse. On voit encore auprès de lui un petit corpuscule qui présente la même coloration rouge que le nucléole; on pourrait le considérer comme un corps nucléolaire accessoire.

Planche XXV.

Fig. 16. *Sphaeroma.* Fixation: liquide de FLEMMING; coloration par la safranine. On a dessiné le noyau d'une cellule entérique avec une petite partie du cytoplasme environnant; dans ce cytoplasme on voit de grandes vacuoles entourées d'une masse finement granuleuse dans laquelle se trouvent dispersés des grains très fins de coloration brune. La substance chromatique dans l'intérieur du noyau montre une configuration très bizarre. La cavité nucléaire est remplie d'une substance de coloration grise composée de grains de petite taille; dans cette masse se trouve la chromatine qui se caractérise par sa coloration rouge-vif. Cette substance nucléaire apparaît sous deux aspects: tantôt sous la forme de grains sphériques de taille variable qui sont situés tous tout près de la mem-

brane nucléaire à peine visible, tantôt sous la forme de corps volumineux, dont l'un surtout montre une configuration curieuse. C'est un bâtonnet assez épais qui est recourbé en fer à cheval et qui entoure très étroitement le nucléole. Le bâtonnet chromatique possède encore des excroissances globuliformes qui modifient encore la configuration du bâtonnet. Auprès de cette masse principale, nous voyons encore dans l'intérieur du noyau trois corps plus petits. Le nucléole sphérique montre une coloration tout à fait différente, plus violette, possède une grande quantité de vacuoles de taille variable. Les relations du nucléole avec la masse chromatique semblent être très étroites, comme l'indique la position du nucléole. Dans le protoplasme on peut apercevoir quelques grains plus petits et une sphérule assez volumineuse constitués de la substance qui se colore comme la chromatine nucléaire.

Fig. 17. *Sphaeroma* après 5 jours de jeûne, nourri 2 jours. Fixation: liquide de CARNOY; coloration: hématoxyline et éosine. Le noyau présente une structure granuleuse, mais ces grains s'alignent en chaînettes qui s'unissent de telle sorte qu'il se forme un réticulum peu apparent. Les grains chromatiques de taille variable sont colorés en violet et répartis de façon irrégulière dans les parties superficielles du noyau; dans le centre ils forment des chaînettes et par leur réunion un réticulum dont les mailles sont vides et irrégulières. La structure réticulaire du noyau est ainsi obtenue. On voit aussi, que les grains plus petits s'accolent et forment des corps plus volumineux de forme et de contour irréguliers. Le nucléole, de grandes dimensions, montre une coloration basophile et possède dans son intérieur quelques vacuoles plus claires.

Fig. 18. *Idothea.* Fixation: liquide de CARNOY; coloration: hématoxyline et éosine. Le noyau est composé de grains de taille assez volumineuse qui montrent la coloration violette caractéristique de la substance chromatique. Les grains sont réunis les uns aux autres par de minces fibrilles qui montrent la même coloration basique. De cette façon se forment les mailles du réticulum qui d'ailleurs n'est que très peu accentué; les grains occupent les points nodaux de ce réticulum. Une partie de grains montre une coloration plus faible à l'intérieur qu'à la surface; ils ressemblent à des vacuoles chromatiques. Le nucléole prend une coloration plasmatique et possède quelques vacuoles claires dans son intérieur.

Fig. 19. *Sphaeroma* à jeun pendant 4 jours. Fixation: liquide de BOUIN; coloration: hématoxyline et éosine. Le noyau montre une structure réticulaire bien évidente. Les filaments qui forment le réticulum s'entrecroisent et s'unissent pour délimiter des mailles de forme irrégulière et polyëdrique. Les filaments sont d'ordinaire assez minces, colorés en violet par l'hématoxyline. Dans les points où ils se rencontrent, ainsi que sur le parcours des filaments nous voyons des amas d'une substance amorphe coloré comme les filaments; il en résulte que les filaments et leurs points nodaux sont occupés par des corps de configuration très variable, qui donnent un aspect caractéristique au noyau tout entier. Dans les points, où se rencontrent quelques filaments épaissis, on voit une sphérule volumineuse de même coloration, qui représente peut-être un caryosome (CARNOY). Le nucléole se trouve dans le voisinage de ce caryosome; il se distingue aussi par une coloration basophile, mais plus faible, et par la présence dans son intérieur de quelques vacuoles plus claires. Il semble libre dans le réticulum nucléaire. Les mailles de ce réticulum sont remplies d'une substance amorphe dans la partie interne du noyau et d'une masse gra-

nuleuse dans sa partie basale. Cette dernière substance montre une coloration tout à fait nette, rouge par l'éosine; elle est donc acidophile.

Fig. 20. *Sphaeroma.* Fixation: liquide de Bouin; coloration: hématoxyline et éosine. Le noyau montre une structure réticulaire bien nette, mais la configuration du réticulum diffère beaucoup de celle que montre la figure précédente. Ici les filaments sont en général plus minces et ne sont épaissis qu'en certains points. Leur parcours est plus rectiligne ou légèrement sinueux; les filaments s'entrecroisent et s'unissent abondamment et forment des mailles de forme plutôt allongée. Les points nodaux sont occupés par des grains plus volumineux de substance chromatique colorée en violet; les filaments du réticulum présentent aussi la même coloration. Les mailles du réticulum semblent être tout à fait vides; un examen plus attentif prouve qu'elles sont remplies d'une masse complètement amorphe, colorée très légèrement en violet. Dans ce noyau, on aperçoit encore un corps volumineux avec une vacuole claire dans son intérieur; ce corps montre une basophilie évidente. C'est le nucléole. L'autre beaucoup plus petit, de forme sphérique. est placé dans une maille du réticulum; il est coloré en rouge-vif. C'est peut-être un nucléole accessoire.

Fig. 21. *Idothea.* Fixation: liquide de Carnoy; coloration: hématoxyline et éosine. La structure réticulaire du noyau est bien évidente. Les filaments qui forment le réticulum sont minces ou plus épais; ils délimitent des mailles assez étroites et petites. Les points nodaux sont occupés par des grains volumineux; sur le parcours des filaments se trouvent aussi des corpuscules plus allongés et incurvés. Les filaments du réticulum ainsi que les grains et corpuscules prennent tous une coloration violette, basophile. Les mailles semblent être tout à fait vides; elles sont remplies d'une masse complètement amorphe et incolore. C'est seulement dans la partie du noyau qui est dirigée vers la lumière du canal sécréteur qu'on voit une masse granuleuse qui prend la forme d'un croissant. Cette substance est colorée très fortement en violet; elle répond donc à la chromatine nucléaire. Auprès de cette masse se trouve le nucléole coloré par les teintures acides (rouge par l'éosine); dans sa masse se rencontrent quelques vacuoles claires et petites.

Fig. 22. *Sphaeroma.* Fixation: liquide de Flemming; coloration par la safranine. La figure représente un noyau de structure réticulaire avec des mailles assez régulières et polyëdriques. Les filaments qui forment le réticulum sont tantôt minces. tantôt plus grossiers; dans les points nodaux. où se rencontrent quelques filaments, se trouvent des amas en forme de corps très irréguliers, constitués par la substance qui forme les filaments. Le réticulum avec ces points épaissis est fortement coloré en rouge. La même coloration montre aussi le gros nucléole qui possède une grande quantité de vacuoles plus claires de forme régulière et sphérique. Les mailles du réticulum sont vides; elles peuvent être remplies d'une masse amorphe, colorée très légèrement en rouge.

Fig. 23. *Idothea.* Fixation: liquide de Carnoy; coloration par le triacide d'Ehrlich-Biondi. Le noyau présente une structure réticulaire assez nette. Les minces filaments, colorés en rouge-vert, forment un réticulum assez serré avec des mailles petites et polyëdriques. Les points nodaux où s'entrecroisent et s'unissent les filaments sont occupés par des grains d'une assez grande taille, colorés en vert par le vert de méthyle de la solution triacide; ils présentent donc la coloration caractéristique de la chromatine nucléaire. Puisque plusieurs filaments se rencontrent au niveau des points nodaux, on a l'impression que les grains sont des points centraux d'où rayonnent des minces filaments. Les

mailles du réticulum sont remplies d'une substance presque amorphe de coloration rouge-grisâtre. Dans une partie du noyau nous voyons encore une grande vacuole presque tangeante à la membrane nucléaire. Les parois de la vacuole semblent être formées de la même substance que les grains, car elles montrent la même coloration. Une masse finement granuleuse, colorée en rouge, se rencontre dans la cavité de la vacuole. Le nucléole unique, un peu courbé, représente un corps de structure finement granuleuse et de coloration plasmatique.

Fig. 24. *Sphaeroma.* Fixation: liquide de FLEMMING; coloration par la safranine. Le noyau fait au premier coup d'oeil l'impression qu'il possède une structure granuleuse très délicate. Un examen minutieux donne la conviction qu'on a affaire à une structure nettement réticulaire. Les filaments qui forment le réticulum sont extrêmement minces et ne se colorent pas par la safranine, mais prennent sous l'influence du mélange de FLEMMING une coloration grise. Les mailles que ces minces filaments délimitent, sont très petites, assez régulières quant à la forme; leurs dimensions se modifient d'ailleurs dans les parties voisines du noyau. Tous les points nodaux sont occupés par des grains de petite taille, de mêmes dimensions, fortement colorés en rouge, réaction caractéristique de la substance chromatique. A cause de cette forte coloration, ils ressortent mieux sur le fond incolore du noyau et lui donnent un aspect granuleux. Dans le centre du noyau on observe un gros nucléole, fortement coloré lui-aussi par la safranine; il ne représente pas un corps homogène, mais il est composé d'une grande quantité de granulations fines comme de la poussière.

Fig. 25. *Sphaeroma.* Fixation: sublimé acétique; coloration: hématoxyline et éosine. Le noyau présente une structure réticulaire; le réticulum est assez régulier, les mailles sont le plus souvent polyëdriques. Les filaments, qui s'entrecroisent et s'unissent pour former le réticulum, montrent les propriétés par lesquelles ils se différencient des filaments décrits plus haut. Les filaments en question sont minces et se colorent par les teintures acides; ils se colorent donc en rouge par l'éosine. Sur les filaments seulement, et surtout au niveau des points nodaux, se trouvent des grains de taille variable et colorés par l'hématoxyline; les filaments prennent très souvent l'aspect de chapelets. Deux substances se sont donc différenciées dans le noyau: l'une est acidophile et constitue les filaments, l'autre est basophile et forme les grains. Dans une partie du noyau on aperçoit un amas de grains plus volumineux fortement colorés; dans les autres régions nucléaires les mailles sont tout à fait vides, on ne voit aucune substance fondamentale. Le nucléole, volumineux, de forme ovalaire, montre une coloration basique forte et possède quelques vacuoles claires dans son intérieur. Il n'a pas de rapport avec les filaments du réticulum.

Fig. 26. *Sphaeroma.* Fixation: liquide de MANN; coloration: hématoxyline et éosine. La structure réticulaire est très délicate dans ce noyau. Les fibrilles très minces forment en s'entrecroisant et en s'unissant un réticulum à mailles très petites, de forme régulière et polyëdrique. Au niveau des points nodaux, nous voyons des grains très petits en nombre assez restreint. Les fibrilles du réticulum ainsi que les grains prennent une coloration rouge; ils sont donc constitués par une substance acidophile. Dans ce réticulum nucléaire sont répartis sans ordre d'autres grains de volume plus considérable, qui semblent être composés de deux substances différentes d'après leur coloration.

L'une qui forme le substratum se colore par les teintures acides (en rouge), l'autre recouvre la première jusqu'à un certain point et prend les colorants basiques. Ces grains de coloration double possèdent des contours très irréguliers. Le nucléole unique présente une coloration plasmatique et possèed plusieurs vacuoles claires.

Fig. 27. *Sphaeroma* après 5 jours de jeûne, nourri 1 jour. Fixation: liquide de CARNOY; coloration: hématoxyline et éosine. Le noyau, dont la cavité est remplie d'une substance amorphe coloré légèrement en violet, montre une assez grande quantité de grains, de taille assez considérable, de forme sphérique, ovalaire ou même allongée qui souvent s'unissent et forment de courtes chaînettes. La coloration de ces grains, caractéristiques de la chromatine, est beaucoup plus faible dans leur milieu qu'à la surface. C'est pourquoi les grains ont l'air de vacuoles limitées par une paroi chromatique et très nette. Le nucléole coloré en rouge montre une assez grande quantité de petites vacuoles dans son intérieur.

Fig. 28. *Sphaeroma* après 5 jours de jeûne, nourri 2 jours. Fixation: liquide de CARNOY; coloration: hématoxyline et éosine. La structure du noyau est plutôt réticulaire à cause d'alignement des grains en chaînettes qui s'unissent et s'entrecroisent ou sont reliées les unes aux autres par de minces fibrilles. Nous voyons aussi parmi les grains de courts bâtonnets homogènes ou d'autres sur lesquels la structure granuleuse est encore marquée. La coloration de ces grains et de ces bâtonnets est la même que dans la figure précédente; les grains ont l'air de vacuoles, les bâtonnets de tubes, dont l'intérieur est vide et dont la surface se colore plus fortement avec les teintures basiques. Le réticulum tout entier subit alors la vacuolisation. La cavité nucléaire est d'ailleurs remplie d'une masse amorphe légèrement colorée; c'est seulement dans la partie du noyau dirigée vers la lumière du canal sécréteur qu'apparaît une masse finement granuleuse dont la quantité et la coloration augmente vers la surface nucléaire. Cette substance colorée fortement par l'hématoxyline représente la chromatine nucléaire, qui possède la forme d'un croissant et s'est accumulée près de la surface nucléaire. Le nucléole coloré uniformément par les teintures acides possède deux petites vacuoles claires.

Fig. 29. *Sphaeroma*. Fixation: liquide de CARNOY; coloration: hématoxyline et éosine. Le noyau entier est composé de vacuoles chromatiques de forme régulière sphérique ou ovalaire; elles sont de taille presque égale. Leur centre est faiblement coloré en violet et leurs parois seules prennent une coloration forte. Cette coloration est caractéristique de la substance chromatique. Parmi les vacuoles, qui sont assez serrées, se trouve une masse amorphe qui se colore très légèrement par les colorants basiques. Le petit nucléole coloré en rouge montre trois petites vacuoles dans son intérieur.

Fig. 30. *Sphaeroma*. Fixation: sublimé acétique; coloration: hématoxyline et éosine. Le noyau présente une structure vacuolaire évidente. Les nombreuses vacuoles, à cause de la pression réciproque, ont changé leur forme sphérique en polyëdrique; elles sont très régulières en général et possèdent des dimensions presque égales. Les parois des vacuoles sont assez épaisses et sont comme recouvertes d'une fine poussière; elles se colorent assez fortement par l'hématoxyline. Dans les points où se rencontrent trois vacuoles, on voit d'ordinaire une plus grande quantité de cette substance qui forme les parois vacuolaires. Les vacuoles sont remplies d'une substance finement granuleuse, basophile, mais beaucoup plus faible. Le nucléole est entouré de tous côtés

par des vacuoles, montre une coloration rouge-vif et possède quelques petites vacuoles.

Fig. 31. *Sphaeroma.* Fixation: liquide de CARNOY; coloration: bleu-d'eau et éosine. La structure vacuolaire du noyau est bien évidente. Le noyau entier est composé d'une grande quantité de vacuoles de forme sphérique ou polyëdrique; les points nodaux entre les vacuoles sont bien accentués. Les parois des vacuoles sont colorées en bleu, elles prennent donc le colorant basique, comme la chromatine nucléaire. Dans les vacuoles on voit une masse presque amorphe qui montre une legère coloration rose. Le nucléole n'était pas visible sur cette coupe du noyau.

Fig. 32. *Idothea.* Fixation: liquide de CARNOY; coloration: triacide d'EHRLICH-BIONDI. Le noyau est composé de vacuoles bien nettes qui montrent une forme polyëdrique dans la partie centrale du noyau, et plus allongée dans les régions plus superficielles. Les parois vacuolaires présentent une coloration verte par le vert de méthyle; les cavités sont remplies dans la partie basale du noyau d'une masse amorphe, dans la partie opposée, dirigée vers la lumière du canal sécréteur, d'une substance finement granuleuse; l'une et l'autre prennent le même colorant que les parois des vacuoles. Le nucléole assez petit montre une coloration plasmatique et possède quelques vacuoles claires.

Fig. 33. *Sphaeroma.* Fixation: liquide de FLEMMING; coloration par l'hématoxyline ferrique et le vert-lumière. Le noyau montre une structure vacuolaire bien nette et régulière. Les vacuoles possèdent des formes plutôt polyëdriques, leurs dimensions sont à peu près égales. Les parois prennent une forte coloration noire et sont assez épaisses. Les vacuoles contiennent une masse presque amorphe colorée en gris-vert. Le nucléole montre une structure uniforme et une coloration noire-verte.

Fig. 34. *Sphaeroma.* Fixation: liquide de MANN; coloration par l'hématoxyline ferrique. La coupe, plus épaisse, laisse ressortir la deuxième couche des vacuoles. Les plus grandes vacuoles occupent le centre du noyau; les plus petites se trouvent près de la surface: les plus superficielles possèdent une forme allongée, d'autres une forme plutôt sphérique ou ovalaire. Les points nodaux entre les vacuoles sont très bien visibles, à cause d'accumulation de la substance qui constitue les parois vacuolaires. Celles-ci sont assez épaisses et se colorent fortement en noir par l'hématoxyline ferrique; elles prennent donc la même coloration avec ce colorant que la chromatine nucléaire. Le nucléole se voit comme une tache grise recouverte de vacuoles. Les vacuoles sont remplies d'une substance presque amorphe colorée légèrement en gris.

Fig. 35. *Sphaeroma.* Fixation: liquide de CARNOY; coloration par l'hématoxyline ferrique et la Rubin S. Les vacuoles régulières possèdent des parois assez épaisses; les points nodaux surtout sont volumineux et montrent une forte coloration noire par l'hématoxyline ferrique, tandis que les parois présentent une coloration faible. On voit dans les vacuoles une substance qui se présente sous forme de grains de volume assez considérable, colorés en rouge par la Rubin. Le nucléole présente aussi la même coloration, mais plus intense; dans l'intérieur de ce nucléole nous apercevons quelques vacuoles claires.

Fig. 36. *Sphaeroma.* Fixation: liquide de CARNOY; coloration par l'hématoxyline ferrique et la Rubin S. La structure vacuolaire est bien distincte. Les vacuoles sont régulières et montrent une forme sphérique ou ovalaire; les points nodaux entre les vacuoles voisines assez bien accentués. Les parois des vacuoles présentent une coloration différente dans les deux parties opposées

du noyau. Dans l'une, elles se colorent en noir par l'hématoxyline ferrique et contiennent dans leur intérieur des masses finement granuleuses de même coloration; dans l'autre les parois sont colorées en rouge par la Rubin; elles sont remplies d'une substance amorphe qui contient aussi des grains de volume assez considérable, plus fortement colorés en rouge. Les grains situés dans les vacuoles voisines semblent être liés par des ponts épais. Au niveau des points nodaux, entre les vacuoles, on voit des corps irréguliers, souvent astéroides, formés d'une substance qui se colore fortement en noir comme les parois des vacuoles de l'autre partie du noyau. Le grand nucléole semble avoir une configuration astéroide; cet aspect est dû aux travées intervacuolaires qui confluent avec le nucléole. La différenciation entre la substance nucléolaire et celle des parois vacuolaires n'est pas tout à fait exacte, car le nucléole prend la même coloration noire, caractéristique de la chromatine.

Planche XXVI.

Fig. 37. *Sphaeroma.* Fixation: liquide de Bouin; coloration: bleu-d'eau et éosine. Le noyau montre une structure vacuolaire bien distincte. Les vacuoles sont tout à fait sphériques, régulières, d'égales dimensions; leurs parois sont assez minces et la substance qui les forme s'amasse en quantité plus grande au niveau des points nodaux. Le noyau donne l'impression que de nombreuses vacuoles sont creusées dans une masse amorphe colorée en rouge. Ces vacuoles sont remplies d'une substance complètement amorphe, très légèrement colorée en bleu, dans laquelle sont plongés des grains de volume assez considérable, colorés fortement en bleu. Presque chaque vacuole en contient un ou deux. Le nucléole de forme allongée montre une forte coloration rouge et possède de nombreuses vacuoles. On voit encore dans le noyau, dans trois points nodaux plus développés, des amas d'une substance qui montre la même forte coloration rouge que le nucléole.

Fig. 38. *Sphaeroma.* Fixation: liquide de Mann; coloration: bleu-d'eau et éosine. Le noyau entier est composé de vacuoles bien évidentes, dont les dimensions varient suivant les régions du noyau. Les plus volumineuses occupent la partie basale, les plus petites sont remplies de grains et se trouvent dans la partie du noyau dirigée vers la lumière du canal sécréteur. Les parois des vacuoles, d'ordinaire minces, sont plus épaisses dans les parties les plus superficielles, et montrent une coloration rouge-vif; elles prennent donc le colorant acide. Toutes les vacuoles sont remplies d'une substance finement granuleuse qui montre aussi une coloration rouge très faible. Des grains sont plongés dans la plupart des vacuoles: les uns sont de volume très considérable, les autres sont de taille plus petite; ils se colorent de la même façon que les grains chromatiques dans les noyaux granuleux. Le nucléole volumineux montre aussi une coloration rouge forte et possède de nombreuses vacuoles claires.

Fig. 39. *Sphaeroma.* Fixation: liquide de Carnoy; coloration: triacide d'Ehrlich-Biondi. Les vacuoles dont est composé le noyau sont assez régulières, possèdent une forme polyëdrique avec angles arrondis; les points nodaux entre les vacuoles voisines sont accentués. Les dimensions des vacuoles sont presque partout les mêmes; une vacuole seulement, située près de la surface nucléaire, est beaucoup plus grande et de forme plus allongée que les autres. Les parois des vacuoles minces sont colorées en rouge-jaune par la fuchsine du mélange triacide. Les vacuoles sont remplies d'une substance complètement amorphe, presque incolore; elles contiennent encore des grains de volume con-

sidérable colorés en vert-vif par le vert de méthyle. Les grains intravacuolaires prennent la même coloration que la chromatine dans les autres noyaux colorés par le triacide d'EHRLICH-BIONDI. Le gros nucléole, de forme irrégulière, présente la même coloration que les parois vacuolaires et possède de nombreuses vacuoles, dont le contenu est légèrement coloré en vert.

Fig. 40. *Sphaeroma.* Fixation: liquide de MANN: coloration: hématoxyline et éosine. Le noyau est vacuolaire, avec des vacuoles régulières, sphériques, dont les plus grandes entourent le nucléole. Le noyau montre deux parties bien différentes: dans la partie basale les vacuoles, dont les parois sont assez minces et colorées en rouge, contiennent une substance légèrement granuleuse qui montre une coloration violette faible: dans la partie du noyau dirigée vers la lumière du canal sécréteur, nous voyons des vacuoles remplies de grains assez volumineux, colorés fortement en violet; les grains de grandes dimensions sont situés tout près de la surface nucléaire; la coloration de ces grains devient plus intense au fur et à mesure qu'on se rapproche de la surface. Le nucléole diffère par sa coloration rouge plus forte des parois vacuolaires.

Fig. 41. *Sphaeroma.* Fixation: liquide de MANN; coloration: hématoxyline et éosine. La structure vacuolaire est moins évidente à cause de l'épaisseur très faible des parois vacuolaires et l'amoncèllement en quantité considérable de la même substance au niveau des points nodaux. Les parois et les points nodaux montrent une coloration rouge-vif. Les vacuoles de forme sphérique sont remplies d'une substance amorphe colorée assez fortement en violet; dans cette masse sont encore plongés de nombreux grains violet-foncé, de volume assez faible. Chaque vacuole en contient quelques uns, de 2 jusqu'à 6 ou 7. Ces grains possèdent toutes les propriétés de grains chromatiques.

Fig. 42. *Sphaeroma.* Fixation: liquide de BOUIN; coloration: hématoxyline et éosine. Le noyau est composé de vacuoles régulières, sphériques et polyëdriques. Les parois de ces vacuoles sont minces et montrent une coloration rouge, assez forte. Une substance amorphe, colorée de même façon mais plus faiblement, remplit les vacuoles. Des grains de petite taille, plus fortement colorée en rouge, sont plongés dans cette masse. Chaque vacuole contient un seul grain. Le nucléole montre une coloration violette, il est donc basophile.

Fig. 43. *Sphaeroma* à jeun pendant 4 jours. Fixation: liquide de CARNOY; coloration: bleu-d'eau et éosine. Les vacuoles sont plus nettes dans la partie gauche de la figure; les autres ont changé leur forme en celle de canaux longs et épais. Les parois sont très épaisses, elles sont colorées très fortement en rouge et délimitent des espaces de forme variable qui sont complètement occupés par des corps polymorphes, colorés en bleu-foncé. C'est seulement dans quelques vacuoles superficielles qu'on voit un cercle clair autour de grains bleus. Le nucléole semble posséder une forme astéroide; ce fait est dû au défaut de différenciation colorée de la substance nucléolaire et des parois vacuolaires. Dans le nucléole on voit quelques petites vacuoles.

Fig. 44. *Sphaeroma.* Fixation: liquide de BOUIN; coloration: hématoxyline et éosine. Le noyau, de structure vacuolaire typique, présente trois parties bien différentes d'après la coloration des parois des vacuoles et de la substance qui les remplit. Dans la partie basale du noyau, les vacuoles ont des parois et une substance centrale colorée en rouge; la partie voisine est composée de vacuoles avec des parois et une substance intérieure presque amorphe, colorée

en bleu; enfin dans la partie nucléaire qui est dirigée vers la lumière du canal sécréteur, les parois des vacuoles sont colorées en violet-foncé; la substance finement granuleuse qui remplit ces vacuoles s'empare aussi de la même teinture. Le passage d'une coloration à l'autre se fait presque insensiblement. Le nucléole est situé presque dans la troisième partie du noyau et montre une coloration rouge, uniforme.

Fig. 45. *Sphaeroma.* Fixation: liquide de BOUIN; coloration: hématoxyline et éosine. Les vacuoles assez régulières, polyëdriques ont leurs parois colorés en rouge-vif et sont remplies d'une substance finement granuleuse colorée en violet. La quantité de cette substance ainsi que sa coloration augmente vers la face du noyau dirigée vers la lumière du canal sécréteur. Le nucléole montre des contours irréguliers à cause de la pression des vacuoles remplies de substance basophile contre la masse nucléolaire; il prend le colorant acide très avidemment.

Fig. 46. *Woshea.* Fixation: liquide de CARNOY; coloration par l'hématoxyline ferrique et le vert-lumière. Le noyau présente trois parties qui diffèrent par leur structure et leur coloration variables. Dans la partie basale nous voyons des grains d'assez petite taille qui prennent tous une coloration noire forte. Ils sont plongés dans une substance presque amorphe colorée légèrement en vert. La partie mediane du noyau montre une structure granuleuse; elle est composée d'une grande quantité de grains assez petits qui prennent seulement le colorant acide; ils se colorent en vert par le vert-lumière. Parmi ces grains, on en voit quelques uns colorés noir et une sphérule volumineuse de même coloration située à la limite de la partie précédente. La partie du noyau dirigée vers la lumière du canal sécréteur montre une structure vacuolaire; les limites entre les deuxième et troisième parties ne sont pas précises. On aperçoit déjà dans la partie composée de grains acides des vacuoles dont les parois prennent la même coloration; plus près de la surface les vacuoles deviennent de plus en plus évidentes à cause de la coloration noire de leurs parois. Ces parois sont épaisses, fortement colorées, les points nodaux bien accentués. Les vacuoles sont remplies d'une substance d'abord amorphe ou finement granuleuse, plus loin grossièrement granuleuse. La coloration de cette substance change aussi; — de vert claire en gris, puis en noir intense. Les vacuoles les plus superficielles contiennent des grains assez volumineux de substance fortement colorée par l'hématoxyline ferrique. Le nucléole volumineux semble être composé de deux parties liées par un large pont; il montre une coloration noire forte avec des taches plus claires, disséminées sans ordre dans son intérieur.

Fig. 47. *Sphaeroma.* Fixation: liquide de BOUIN; coloration: hématoxyline acide d'EHRLICH et éosine. Le noyau de structure vacuolaire typique montre une forme assez curieuse. Sur la surface du noyau dirigée vers la lumière du canal sécréteur, se trouve une excroissance en forme de cône, formée d'une substance finement granuleuse qui se colore en violet comme la chromatine nucléaire. Cette masse remplit aussi, comme une fine poussière, les vacuoles voisines de l'excroissance cônique. Le noyau tout entier est composé de vacuoles assez grandes, polyëdriques, dont les parois montrent une coloration rouge. Toutes ces vacuoles sont remplies d'une substance amorphe colorée légèrement en rouge. Le nucléole n'est pas visible sur cette coupe du noyau.

Fig. 48. *Sphaeroma.* Fixation: liquide de CARNOY: coloration: hématoxyline et éosine. Le noyau de forme ovalaire montre l'absence de membrane

sur la face qui est dirigée vers la lumière du canal sécréteur. En cet endroit, on voit de nombreuses excroissances côniques qui prennent naissance dans une masse qui recouvre la surface du noyau; la substance qui s'y trouve répartie montre une structure nettement granuleuse; les grains sont très fins et ont l'air d'une fine poussière. Ils se colorent fortement en violet par l'hématoxyline. La même substance granuleuse remplit partiellement les vacuoles les plus superficielles du noyau et imprègne sous la forme de grains plus grossiers les parois des vacuoles. La substance qui coiffe le noyau, représente sans doute la chromatine nucléaire, qui passe du noyau dans le cytoplasme. Le noyau est constitué de vacuoles assez grandes, assez régulières qui sont remplies d'une substance finement granuleuse, légèrement colorée rouge. Les parois des vacuoles montrent aussi une coloration acide. Le nucléole, de petite taille, situé dans la partie basale du noyau est fortement coloré par le colorant plasmatique.

Fig. 49. *Sphaeroma.* Fixation: liquide de BOUIN; coloration: hématoxyline et éosine. Le noyau est composé de vacuoles de forme assez régulière, de taille plus grande dans les parties centrales du noyau, plus petite dans les parties périphériques. Leurs parois sont colorées seulement en rouge, par le colorant acide; on ne voit nulle part les traces de chromatine qui se colore de façon caractéristique par les colorants basiques. Le nucléole montre aussi la même coloration que les parois vacuolaires mais plus forte. Les vacuoles sont remplies d'une substance finement granuleuse, colorée par les teintures acides.

Fig. 50. *Sphaeroma.* Fixation: liquide de FLEMMING; coloration à la safranine. Le noyau ressemble au précédent; les vacuoles sont assez régulières, de forme polyëdrique, avec des parois colorées très légèrement en rouge-gris; elles sont remplies d'une substance finement granuleuse qui montre la même coloration, mais plus faible. Le nucléole seulement prend très avidemment la safranine. Certains points nodaux et certaines travées intervacuolaires sont plus épais et montrent une coloration plus forte rouge-vif, caractéristique de la chromatine nucléaire.

Fig. 51. *Idothea.* Fixation: liquide de BOUIN; coloration: bleu-d'eau et éosine. Grossissement: objectif apochromat. de Zeiss, 4.0. 0.95, oculaire compensateur 6. On a dessinée une coupe transversale d'un tube entérique entier, dont les cellules ont des noyaux vacuolaires, à coloration bien différente. Le protoplasme des cellules est finement granuleuse, une cuticule en brosse revêt tous les éléments. Les noyaux présentent tous les types que nous avons décrits dans les figures précédentes. Un coup d'œil suffit pour récounaitre ces images que présentent les figures 30, 40, 44. 45 et 49.

Fig. 52. *Sphaeroma.* Fixation: liquide de CARNOY; coloration par l'hématoxyline ferrique et le vert-lumière. La cellule entière a été dessinée. Le protoplasme de la cellule est finement granuleux et montre dans sa partie basale une quantité énorme de minces fibrilles qui semblent d'être composées de grains fortement colorés en noir par l'hématoxyline ferrique. Les filaments en question représentent sans doute l'»ergastoplasme« de la cellule entérique; ils sont bourrés de substance granuleuse qui doit être considérée comme de la chromatine nucléaire. De fines granulations colorées de la même manière, se trouvent aussi dans les parties du cytoplasme voisines du noyau. Le noyau montre une structure évidemment granuleuse, il est composé de grains d'assez grande taille colorés fortement en noir. Sur la surface externe du noyau se trouvent trois vacuoles claires. Le nucléole volumineux montre une coloration

grise et possède une ecorce et des taches irrégulières, colorées fortement. Les grains chromatiques situés dans le voisinage du nucléole, semblent s'unir avec la masse nucléolaire. Au-dessous de la cuticule en brosse on voit une couche de substance fortement colorée. La signification de cette couche nous reste inconnue.

Planche XXVII.

Fig. 53. *Sphaeroma*, après 5 jours de jeûne, nourri 2 jours. Fixation: liquide de Carnoy; coloration par l'hématoxyline ferrique et le vert-lumière. La cellule entière a été dessinée. Le protoplasme est plus filamenteux dans la partie basale, granuleux dans la partie de la cellule qui est dirigée vers la lumière du canal sécréteur. Dans cette dernière partie nous voyons une grande quantité de grains plus petits et plus volumineux dont les plus grands occupent la surface libre de la cellule; la bordure en brosse fait défaut dans cet endroit. La coloration de ces grains est noire, ils se colorent fortement par l'hématoxyline ferrique. Parmi ces grains on aperçoit trois vacuoles avec des parois colorées en noir et un contenu clair; l'une d'elles s'ouvre à l'extérieur. La provénience de ces grains est assez facile à expliquer. Nous voyons les mêmes grains dans la cavité nucléaire, surtout dans la partie du noyau qui est dirigée vers la surface cellulaire. Le noyau montre d'ailleurs une structure granuleuse, il est composé de grains volumineux qui montrent une coloration verte; sur ce fond on voit de petits granules colorés en noir, les mêmes qui sont libres dans la cavité nucléaire, former des cercles autour des grains volumineux colorés par les teintures acides. La plupart des grains du dernier type ne renferment pas de granulations noires. Le nucléole est coloré fortement en vert-noir; il montre quelques vacuoles plus claires irrégulières.

Fig. 54. *Sphaeroma*. Fixation: liquide de Mann; coloration par l'hématoxyline ferrique et le vert-lumière. La cellule entière a été dessinée. Le protoplasme cellulaire est filamenteux dans la partie basale, granuleux dans la partie interne, où nous voyons une grande quantité de grains qui s'alignent et forment des rangées. Tous ces grains sont colorés fortement en noir par l'hématoxyline ferrique. Dans l'endroit, où les grains sont le plus abondants, la bordure en brosse fait défaut. Le noyau ovalaire montre aussi deux parties différentes quant à leur coloration, car leur structure est la même. Dans la partie basale on voit des grains fortement colorés, dans l'autre partie les grains prennent seulement, sauf quelques uns, le colorant acide, vert avec le vert-lumière. On aperçoit aussi facilement que la membrane fait défaut dans cette partie du noyau et les grains nucléaires sont en contact direct avec les grains cytoplasmiques. La direction dans laquelle avancent les grains noirs fait admettre qu'ils passent du noyau dans le cytoplasme, où ils font des amas de substance granuleuse fortement colorée. Le nucléole montre une coloration vert-noire et présente quelques taches plus claires dans son intérieur.

Fig. 55. *Sphaeroma* après 5 jours de jeûne, nouri 2 jours. Fixation: liquide de Flemming; coloration à la safranine. Grossissement: Immersion homogène de Zeiss: 2.0, 1.30, oculaire compensateur 6. La cellule entière a été dessinée. Le protoplasme montre une structure granuleuse et se colore en brun-rouge par la safranine. La bordure en brosse est très distincte, large. Au-dessous de celle-ci on voit la masse compacte d'une substance colorée très fortement en rouge; leur signification ne nous est pas connue. Le noyau

volumineux montre une structure réticulaire; les filaments du réticulum sont très faiblement marqués, les poiuts nodaux sont occupés par des grains assez volumiueux. La coloration de ces graius et filaments du réticulnm est tout à fait la même que celle du cytoplasme. Dans le noyau se trouvent trois uucléoles, colorés plus fortement en rouge; l'un d'eux plus volumineux montre deux vacuoles. Autour du noyan, sauf dans sa partie basale, nous voyons une couche assez épaisse de vacuoles très petites en général, quoique il y en ait aussi d'assez volumineuses. Les parois de ces vacuoles se colorent en rouge plus ou moins fortement; leurs cavités sout remplies d'une masse amorphe qui montre la même coloratiou, mais en plus faible. La disposition de toutes ces vacuoles, constituées de substance basophile, comme le montre leur coloration font admettre qu'elles proviennent du noyau cellulaire.

Fig. 56. *Sphaeroma* après 5 jours de jeûne, nourri pendant 3 jours. Fixation: liqnide de Flemming; coloration par la safranine. Même grossissement que dans la figure 55. La cellule entière a été dessinée. Le protoplasme montre nne structure granuleuse; dans la partie basale on rencontre des filaments basaux; la coloration dn protoplasme est brun-rouge. La plus grande partie de la cellule est remplie d'nne enorme qnantité de grains plus petits ou de sphérules volumineuses, dont les plus grandes font saillie dans la lumière du canal sécréteur. Dans cet endroit où les sphérules sont le plus abondantes, la bordure en brosse fait défaut. La coloration de ces grains et boules est brun-noir après l'action du liqnide de Flemming. Les grains en question entourent snrtout le noyau. Ce dernier présente une structure nettement granuleuse. On y voit deux espèces de grains: les uns qui sont en prédominance et se colorent comme le cytoplasme; les autres qui sont en minorité, sont situés dans la partie basale du noyau et diffèrent des premiers par leur forte coloration rouge par la safranine; ils montrent donc une basophilie évidente. Le nucléole voluminenx renferme de nombrenses vacuoles: on y voit une grande vacuole remplie de petits grains vacuolisés et une grande quantité de petites vacuoles plus superficielles. Les parois de ces vacuoles montrent une coloration rouge assez forte.

Fig. 57. *Idothea.* Fixation: liquide de Flemming; coloration par la safranine. Grossissemeut: Immersion homogène de Zeiss: 2.0, 1.30; oculaire compensatenr 6. On a dessiné la cellule entérique entière. Le protoplasme cellulaire est finement granuleux, coloré en brun-rouge. La bordnre en brosse est bien marquée. Dans le protoplasme, surtont dans la partie basale de la cellule, nous voyons de nombreux grains de taille variable et de coloration différente. Les uns se colorent en ronge fort ou faible, les autres en brun. Plusieurs grains semblent être placés dans nne vacnole dont la paroi se colore tantôt en rouge, tantôt en brnn. On rencontre aussi des grains qui sont rouges au milieu et bruns à lenr surface; la substance colorée en brun coiffe à la manière d'un croissant le grain coloré en rouge. Il fant donc admettre que les grains colorés en ronge se transforment en cenx qni montrent la coloration brune. Le noyau de structure nettement granuleuse est rempli de grains de petite taille qui montrent la même coloration que les grains qne nous trouvons dans le cytoplasme: ils sont donc composés de la même snbstance basophile.

Fig. 58. *Idothea.* Fixation: liqnide de Mann; coloration par l'hématoxyline ferrique et la Rubin S. La cellule entière a été dessinée. Le protoplasme cellulaire est filamenteux dans la partie basale; il montre ailleurs une structure finement granuleuse. La surface de cellule est couverte d'une bordure en brosse

bien nette. Le noyau situé dans le milieu de la cellule montre une structure granuleuse; les grains sont de petite taille et de coloration assez faible, grise; ils sont répartis sans ordre dans l'intérieur du noyau. Le grand nucléole a l'air d'une grande vacuole, grise à son intérieur et délimitée d'une paroi assez épaisse fortement colorée en noir. Dans le cytoplasme, nous voyons des formations de forme très variable: des filaments épais, des rubans, des bâtonnets, des corps arborisés etc., qui peuvent s'entrecroiser et s'unir de diverse façon pour former ça et là une sorte de réticulum. Toutes ces formations se colorent par les colorants basiques, comme la chromatine nucléaire; sur la figure on les voit colorées en gris, dans certains points en noir. Ces formations représentent les différenciations cyto-chromatiques de la cellule entérique.

Fig. 59. La figure représente sept types divers de nucléoles que nous avons rencontrés le plus souvent dans les noyaux examinés. Coloration par le bleu-d'eau et l'éosine. Les images proviennent de deux animaux différents.

a *Sphaeroma*. Fixation: sublimé acétique. La masse du nucléole est colorée en rouge et sur ce fond on voit de petits grains et des sphérules plus volumineuses tout près de la surface, colorés par les teintures basiques. Dans l'autre nucléole de la même préparation nous voyons la substance nucléolaire colorée fortement en rouge; dans son intérieur on aperçoit des vacuoles de taille variable et une mince couche à la surface colorées par la couleur basique.

b) *Sphaeroma* après 5 jours de jeûne, nourri pendant 2 jours. Fixation: liquide de Carnoy. Cinq nucléoles ont été déssinés d'après les préparations faites avec cet animal. L'un d'entre eux présente un corps sphérique qui est coloré tout entier par les teintures basiques et qui possède seulement quelques taches plus claires. La substance de l'autre est colorée par les couleurs basiques et possède une vacuole ovalaire assez grande, remplie de petits grains basiques, mais colorés plus faiblement; on y voit encore 8 plaques rondes de coloration rouge forte; la mince couche corticale qui entoure le nucléole présente la même coloration. Deux nucléoles voisins sont constitués de substance acidophile (rouge) et basophile (violet) en des proportions différentes. Enfin le dernier nucléole montre sur un fond rouge une quantité assez grande de grains sphériques, de taille assez égale, colorés fortement en violet. La coloration basique de ces formations, renfermées par les nucléoles, est la même que celle des grains de la substance chromatique.

Fig. 60. *Sphaeroma*. Fixation: sublimé acétique; coloration: hématoxyline et éosine. Grossissement: objectif apochromat. de Zeiss: 4.0, 0,95; oculaire compensateur 8. Quelques cellules du canal digestif propre, c'est à dire, de l'intestin moyen, ont été dessinées. Les cellules épithéliales sont appliquées sur la couche musculaire; elles sont recouvertes d'une cuticule striée. Leur cytoplasme, finement granuleux, renferme de minces filaments qui parcourent les cellules. Les noyaux de structure granuleuse sont appliqués sur la membrane basale. Dans le cytoplasme on voit de nombreux grains et boules colorés fortement en rouge. La cuticule, soulevée en un endroit par une substance finement granuleuse ou même amorphe, est colorée légèrement en violet.

Laboratoire de Physiologie et d'Histologie de l'Université de Cracovie

Les chondriosomes des cellules embryonnaires du poulet, et leur rôle dans la genèse des myofibrilles,

avec quelques observations sur le développement des fibres musculaires striées,

par

J. Duesberg,
assistant à l'Institut d'Anatomie de l'Université de Liège.

Avec 10 figures dans le texte et planches XXVIII—XXX.

Table des Matières.

I. Introduction.
II. Technique.
III. Description des chondriosomes dans les cellules d'embryons de poulet du 1er au 10e jour de l'incubation.
IV. Histogenèse de la substance contractile striée.
 1° Tissu musculaire volontaire.
  a) Genèse et évolution du myoblaste.
  b) Genèse et différenciation des myofibrilles.
 2° Tissu musculaire du cœur.
  a) Histogenèse du myocarde.
  b) Genèse et différenciation des myofibrilles.
V. Partie théorique.
 1° Considérations générales sur les chondriosomes.
 2° Considérations générales sur la structure de la fibre musculaire striée.

I. Introduction.

Benda (03. 1) le premier a décrit des éléments mitochondriaux dans les cellules embryonnaires. Appliquant sa méthode à de jeunes larves de *Triton*, il trouve dans le protoplasme des blastomères, à côté de plaquettes de vitellus colorées en brun, de nombreuses granulations qui prennent la teinte des mitochondries des cellules séminales et dont l'identité avec ces éléments n'est pour lui pas douteuse. Un dessin fait d'après ses préparations a paru dans le traité d'Embryologie de Hertwig (Waldeyer: article Geschlechtszellen, page 249, fig. 70).

En 1907, puis d'une façon complète en 1908, Meves a publié des observations extrêmement intéressantes sur la structure des cellules embryonnaires. En traitant de jeunes poulets (du 1er au 4e jour de l'incubation) par les méthodes les plus appropriées à la mise en évidence des éléments mitochondriaux (fixation par le liquide de Flemming légèrement modifié, coloration par la méthode de Benda ou l'hématoxyline ferrique), Meves constata que le protoplasme des cellules embryonnaires est formé de deux substances: une substance fondamentale, d'apparence homogène, dans laquelle sont enrobés des granulations ou des filaments onduleux et de longueur variable. Tous ces éléments fortement colorables, Meves les désigne sous le nom général de »chondriosomes«, qui ne préjuge en rien de leur aspect morphologique.

Chez les très jeunes embryons (du 1er jour), les chondriosomes, toujours filamenteux, se caractérisent par leur grande ténuité. Dès le second jour ils sont devenus plus épais, et on peut alors souvent y distinguer une couche corticale fortement colorée et une substance médullaire plus claire. Leur disposition dans la cellule varie avec la forme de celle-ci: dans les cellules cylindriques, ils s'orientent parallèlement au grand axe; dans les éléments cubiques ou aplatis, ils forment une couche plus ou moins régulière autour du noyau, ou bien s'accumulent aux pôles de celui-ci.

Quels que soient d'ailleurs leur aspect et leur disposition, les chondriosomes présentent cette particularité remarquable de persister pendant la mitose: la division du corps cellulaire amène une répartition de chondriosomes entre les cellules filles. Cette répartition ne peut cependant être considérée comme égale: contrairement à ce qui se passe dans les spermatocytes de premier ordre de nombreux in-

vertébrés où les mitochondries s'alignent en chondriomites, les chondriosomes des cellules embryonnaires conservent leur forme première et restent irrégulièrement répandus dans le corps cellulaire.

Dans la suite, les chondriosomes subissent des modifications extrêmement importantes. Sans entrer dans les détails de cette évolution, MEVES déclare que d'après ses observations, les chondriosomes interviennent dans la formation des structures filamenteuses les plus variées: fibres des cellules épidermiques, myofibrilles, neurofibrilles, fibrilles de la substance conjonctive, etc. . . . Ils jouent également un rôle dans l'élaboration des produits glandulaires. Bref, ils constituent une partie très importante du cytoplasme, »das den Differenzierungsprozessen zugrunde liegende materielle Substrat, welches in den spezifischen Substanzen der verschiedenen Gewebe different wird (p. 845)«.

A ces premières conclusions d'un très grand intérêt, MEVES ajoute encore celle-ci. Les chondriosomes des cellules embryonnaires proviendraient directement des éléments mitochondriaux de l'œuf et du spermatozoïde: ils interviendraient donc dans la fécondation, comme substratum des propriétés héréditaires du cytoplasme.

Ce travail de MEVES appelle de nouvelles recherches sur trois points. Il s'agirait d'abord de retrouver les chondriosomes non seulement chez le poulet, mais encore chez d'autres espèces et dans d'autres groupes. Le résultat positif de ces recherches ne paraissant a priori pas douteux, il faudrait ensuite suivre l'évolution de ces éléments et déterminer leur rôle dans la différenciation des tissus. Enfin, plus importante encore au point de vue théorique serait la démonstration de la continuité des chondriosomes des cellules embryonnaires et des éléments mitochondriaux des cellules sexuelles.

Je m'adressai tout d'abord à un insecte, l'abeille domestique, qui paraissait devoir être un matériel favorable pour la solution de ce dernier point. Des difficultés techniques m'ont forcé d'abandonner cet objet: deux ans de recherches n'ont abouti qu'à la découverte, dans l'œuf et les jeunes larves, de granulations vraisemblablement mitochondriales (08,1), sans que ni leur sort ultérieur, ni la valeur de l'apport du spermatozoïde pussent être élucidés. Mes recherches ont porté ensuite sur des embryons de vertébrés, grenouilles, tritons, poulets et lapins: dans toutes ces espèces, les cellules renferment des chondriosomes. Les observations

que je publie dans ce travail portent exclusivement sur l'embryon de poulet. Après avoir retrouvé les éléments décrits par Meves, je me suis efforcé de déterminer leur rôle dans la formation des myofibrilles, aussi bien dans les myotomes que dans le muscle cardiaque. L'étude de la fibrillogenèse dans les muscles volontaires m'a conduit à faire sur le développement de la fibre musculaire striée quelques observations qui m'ont paru assez intéressantes pour être publiées.

II. Technique.

De nombreux embryons de poulets ont été receuillis depuis le premier jusqu'au dixième jour de l'incubation: le plus jeune de ces embryons qui présentât les caractères d'une bonne fixation par les réactifs employés avait environ 19 heures.

Pour la bonne conservation des chondriosomes, il faut recourir au liquide de Flemming. J'ai employé avec d'excellents résultats les deux formules suivantes:

1°	Acide chromique à 1 %	15 cm. c.
	Acide osmique à 2 %	4 cm. c.
	Acide acétique glacial	5 gouttes.
2°	Acide chromique à 1/2 %	7,5 cm. c.
	Chlorure de sodium à 1 %	7,5 cm. c.
	Acide osmique à 2 %	4 cm. c.
	Acide acétique glacial	5 gouttes.

Ces solutions, dont la première n'est autre que celle recommandée par Benda (03. 1), remplissent toutes deux une condition importante: elles renferment très peu d'acide acétique. Comme elles pénètrent également mal, il importe pour assurer l'accès du réactif d'enlever autant que possible l'albumine de l'œuf qui constitue un sérieux obstacle, et même la membrane amniotique: j'ai coutume de faire cette opération sous une petite quantité de liquide fixateur dilué, qui est ensuite remplacée. Malgré ces précautions, des embryons du début du troisième jour sont imparfaitement fixés dans leurs parties profondes: si l'on veut obtenir une bonne conservation des viscères chez des embryons de cet âge et plus âgés, il faut ouvrir la cavité du corps de façon à mettre l'organe à étudier, le cœur par exemple, en contact immédiat avec le réactif. Les chondriosomes ne sont en effet

bien conservés que dans une mince zone périphérique, caractérisée par l'aspect homogène des noyaux au repos[1]); au delà de cette zone ils gonflent, les filaments se désagrègent et se transforment en granulations. En présence d'éléments de cette dernière forme, il faut par conséquent toujours se demander si l'on n'a pas à faire aux produits de fragmentation de chondriosomes filamenteux et rechercher les autres caractères d'une bonne fixation.

Pour la coloration des chondriosomes, j'ai employé avec un égal succès l'hématoxyline ferrique suivant les données de Meves (07,1) et la coloration à la sulfalizarine et au crystall-violet d'après Benda, telle que Meves et moi (07) avons eu l'autorisation de la publier antérieurement. Les deux procédés sont excellents: je serais pourtant tenté pour ma part de donner la préférence au dernier d'entre eux, à cause de la différence de teinte très caractéristique qu'il produit entre les chondriosomes d'une part, le restant du cytoplasme et la chromatine de l'autre. J'ai tenu à m'assurer que cette méthode de coloration peut aussi réussir sur un matériel qui n'a pas été traité par le mélange d'acide chromique à 1 % et d'acide pyroligneux, puis par le bichromate de potassium à 2 %, suivant la prescription de Benda: les résultats ont été positifs. Il est dès lors avantageux de supprimer cette manipulation qui rend les objets extrêmement durs et friables et très difficiles à couper.

Je me suis efforcé de rendre dans mes figures avec la plus grande exactitude les teintes de mes préparations. On voit que les chondriosomes se colorent en violet avec une élection parfaite, tandis que le restant du cytoplasme et le noyau prennent la teinte brune de l'alizarine. Les centrioles se colorent également en violet. Quant aux grains de vitellus, très abondants dans les jeunes stades, les plus riches en graisse se colorent en noir par l'acide osmique; les autres prennent généralement la teinte de l'alizarine ou une teinte mixte. Les plus volumineux ont même parfois un bord franchement violet.

---

[1]) Je n'entends pas discuter ici la valeur de cet aspect spécial des noyaux et je me borne à rappeler le fait. D'après Flemming (82, 95), le reticulum nucléaire serait simplement masqué par un précipité produit par l'acide osmique. Pour Rawitz (95), il serait détruit. Enfin, Tellyesniczky (05) se basant sur l'examen des cellules vivantes, pense que l'aspect homogène des noyaux est le seul qui corresponde à la réalité: de fait, on ne voit dans les noyaux des cellules embryonnaires du poulet, examinées sur le frais, qu'une ou deux masses chromatiques volumineuses flottant ou paraissant flotter librement dans un suc nucléaire amorphe.

Pour comparer mes résultats avec ceux des auteurs qui m'ont précédé, et notamment Godlewsky (02) et Mlodowska (08), j'ai fixé des embryons par des réactifs ne contenant pas d'acide osmique, comme le sublimé acétique, l'alcool. etc. . . J'ai pu vérifier de nouveau que les chondriosomes ne sont qu'exceptionnellement conservés par ces réactifs. La comparaison de ces préparations, colorées à l'hématoxyline ferrique seule ou suivie d'éosine, avec celles traitées comme il a été dit plus haut, m'a permis également de constater la supériorité du liquide de Flemming pour l'étude des myofibrilles. Un tel résultat trouve peut-être son explication dans ce fait que, comme nous le verrons, les myofibrilles ne sont que des chondriosomes modifiés.

Des fragments de muscles (fléchisseurs et extenseurs de la cuisse) du poulet adulte ont été traités par les mêmes méthodes. L'emploi du chlorure d'or d'après Ranvier (jus de citron, chlorure d'or à 1%), n'a pas donné de résultats dignes d'être mentionnés spécialement.

Une question très importante est celle de savoir si les chondriosomes et d'une façon générale les éléments mis en évidence par la méthode de Benda représentent une structure réelle de la cellule ou ne sont que des produits des réactifs. Cette dernière hypothèse est déjà rendue très improbable par ce fait que les éléments mitochondriaux ont été vus après l'emploi de fixateurs très différents: si le liquide de Flemming est le moyen le plus sûr et le plus recommandable, nous savons que le liquide d'Altmann, le liquide de Bouin, un mélange de formol et de liquide de Muller (Landsteiner), de formol et de bichromate de potasse (Regaud), peut-être aussi le liquide de Kopsch, la méthode de Golgi (Vecchi, v. Bergen etc.), la méthode de Sjövall, et même exceptionnellement le sublimé acétique (Meves) ont donné des résultats. Il importe aussi de faire remarquer que si dans les cellules séminales des invertébrés par exemple, les chondriomites ne sont généralement bien conservés que par le liquide de Flemming, le corps mitochondrial de la spermatide ou nebenkern de la Valette St. George qui en dérive peut être mis en évidence par n'importe quel réactif[1]).

[1]) L'identité de ces deux éléments a été démontrée par Meves (00), mais contestée récemment par Voinov (03). Cet auteur décrit dans les spermatocytes de *Cybister Roeselii* des mitochondries qui plus tard se dispersent dans le cytoplasme de la spermatide sans prendre part à la formation du nebenkern. Le

Plus importants et plus décisifs pour trancher cette question sont les résultats fournis par l'étude des cellules examinées à l'état frais dans un liquide indifférent. Plusieurs auteurs ont fait des observations de ce genre et le premier v. LA VALETTE St GEORGE, sur le nebenkern de la spermatide des insectes. L'une des plus remarquables est celle de VON BRUNN (84) qui décrivit chez la souris la formation du filament spiral du spermatozoïde aux dépens de granulations cytoplasmiques réfringentes et reconnut l'action dissolvante de l'acide acétique sur ces éléments: il ne peut y avoir de doute sur l'identité de ceux-ci et des mitochondries retrouvées par BENDA quelques années plus tard. Ce dernier auteur cite *Paludina* comme un objet particulièrement favorable pour l'étude sur le frais du corps mitochondrial. De même KOLTZOFF (06) a très bien vu les mitochondries dans les cellules séminales vivantes des crustacés. Enfin, MEVES (07,1) a pu nettement reconnaître chez l'abeille le réseau périnucléaire mitochondrial, tel qu'il le retrouve après fixation par le liquide de FLEMMING et coloration par l'hématoxyline ferrique ou la méthode de BENDA.

Voilà pour les cellules séminales. Parmi les éléments des cellules somatiques qui se colorent électivement par la méthode de BENDA et ont été vus sur le frais, il faut citer en premier lieu les filaments observés par FLEMMING dans différentes espèces de cellules et qui représentent la »masse filaire« de cet auteur. Tels sont encore les corps d'EBERTH de l'épiderme du têtard de grenouille, les myofibrilles, etc.

Ces observations suffisent pour démontrer d'une façon générale que les éléments mis en évidence par la méthode de BENDA ne sont

---

fuseau, dans les divisions de maturation est formé de deux sortes de fibres: des fibres centrales et des fibres palléales; ce sont ces fibres palléales qui forment le nebenkern.

Cette filiation est parfaitement établie par VOINOV; mais ses "fibres palléales" sont précisément des chondriomites dont la coloration par le procédé employé n'est pas suffisamment élective. Pour s'en convaincre, il suffit de se rappeler les rapports des chondriomites avec la figure de division chez *Blaps* par exemple (cf. la fig. 4 de BENDA: 03), ou chez *Vespa Crabro*: on sera immédiatement frappé de l'analogie complète de ces rapports en comparant la figure 44 de VOINOV à notre figure 38 (MEVES et DUESBERG: 07). Ce n'est pas le lieu d'insister sur ce point ni de faire la bibliographie de l'appareil mitochondrial des cellules séminales: je me bornerai à faire remarquer que d'autres auteurs que VOINOV ont commis la même erreur: ainsi DONCASTER (06) et ARNOLD (08) décrivent comme reste du fuseau, dans la spermatide respectivement d'*Apis* et d'*Hydrophilus*, ce qui n'est bien certainement que le corps mitochondrial.

pas artificiels, sans exclure cependant la possibilité d'erreurs dans un cas particulier. Il était désirable de rechercher si la structure des cellules embryonnaires du poulet peut être vue sur le vivant: c'est ce qu'avait déja fait MEVES (07,2) avec un résultat satisfaisant. Je me suis efforcé de refaire ces observations soit sur de jeunes embryons isolés de l'œnf, soit, pour des stades plus avancés, sur de petits fragments. Cet examen se faisait dans une solution de NaCl à $1/2$ % légèrement chauffée, dans laquelle MATHIAS DUVAL (89) a vu le développement se poursuivre et le cœur continuer à battre pendant plusieurs heures: il y a donc lieu de croire que cette solution n'altère que très peu les tissus. Si l'étude des jeunes stades n'a donné que des résultats médiocres, celle des cellules cartilagineuses de l'ébauche des membres a permis de reconnaître dans celles-ci un système de filaments réfringents identiques selon toute vraisemblance à celui que l'on voit dans la cellule traitée par les méthodes indiquées tout à l'heure. Or, l'étude des préparations montre que ces filaments dérivent de filaments analogues que l'on observe dans les cellules du mésenchyme: il n'y a pas de raison d'attribuer à ceux-ci un caractère artificiel que l'étude sur le frais permet de rejeter pour les premiers. Aussi me paraît-il hors de doute que les chondriosomes correspondent à une structure réelle de la cellule dont le liquide de FLEMMING donne l'image la plus fidèle.

III. Description des chondriosomes dans les cellules d'embryons de poulet, du 1er au 10e jour de l'incubation.

Dans son travail définitif, MEVES (08) a étudié les chondriosomes des cellules embryonnaires jusqu'au début du 4e jour de l'incubation. Il les a montrés d'abord dans les cellules des trois feuillets d'un embryon de 20 heures environ. Il les figure ensuite dans les cellules des différents tissus, épiderme, système nerveux, paroi cardiaque, hématies, endoderme d'un embryon âgé de 27 heures: déjà à ce stade, les chondriosomes ont fortement augmenté d'épaisseur. Il donne enfin de nombreuses images empruntées à des embryons de 50, 63 et 81 heures. Sa description est donc jusqu'à ce dernier stade extrêmement complète.

Mes propres préparations, aussi bien à la méthode de BENDA qu'à l'hématoxyline ferrique, d'embryons d'âges correspondants, me donnent des images identiques à celles de MEVES: c'est pourquoi il

m'a paru inutile de rendre une longue description et de nombreuses figures des stades étudiés par cet auteur. J'ai préféré donner quelques exemples de chondriosomes dans les tissus d'embryons plus avancés: jusqu'au 10e jour.

La figure 1 représente une coupe transversale passant par l'extrémité postérieure de la ligne primitive d'un embryon recueilli à la 22e heure. Chez cet embryon, le prolongement céphalique est encore très court, et il correspond sensiblement à celui représenté par Duval (89) dans sa figure 67: son âge réel peut donc être estimé à 19 heures environ. Dans cette figure 1, dessinée à un grossissement relativement faible, on voit que toutes les cellules renferment à côté de granulations vitellines très nombreuses, de fins filaments fortement colorés en violet sur un fond brun parfois très clair.

Les figures 2, 3 et 4 représentent quelques cellules de chacun des trois feuillets embryonnaires à un plus fort grossissement. On y voit comment, dans les cellules cylindriques de l'ectoblaste, les chondriosomes, à ce stade toujours filamenteux, s'orientent parallèlement au grand axe de la cellule; dans les éléments étoilés du mésoblaste, leur disposition n'a rien de régulier; dans les cellules aplaties de l'endoblaste, ils se groupent de préférence aux pôles du noyau. Avec Meves, je suis d'accord pour admettre que les chondriosomes sont ici des »selbständige Fäden«: ils s'entrecroisent, mais ne forment pas un réseau, ne s'anastomosent pas entre eux.

Ces images du premier stade renferment toutes (sauf la figure 4) des mitoses, particulièrement nettes dans les figures 2 et 3. Elles nous permettent déjà de reconnaître un caractère important des chondriosomes sur lequel je reviendrai encore tout à l'heure: la persistance des chondriosomes pendant la division cellulaire.

La figure 5 représente une coupe transversale d'un embryon recueilli à la 40e heure et possédant 11 à 12 somites (âge réel d'après les données de Duval: 30 heures). Encore une fois toutes les cellules de tous les feuillets renferment des chondriosomes. Nous les retrouvons dans les cellules de l'épiderme, de la crête neurale et de la moëlle: dans les cellules germinatives (dont l'une est en mitose), comme dans les autres éléments, parmi lesquels on peut reconnaitre quelques spongioblastes, pourvus d'un petit nombre de très longs chondriosomes. Les cellules du mésenchyme renferment géné-

ralement des filaments assez courts qui peuvent s'étendre jusqu'à l'extrémité de leurs prolongements. Dans les cellules de la chorde, on trouve encore à ce stade des filaments: ceux-ci font place plus tard (cf. la figure 37 de MEVES) à des granulations. Je signale aussi l'aspect spécial des chondriosomes dans le feuillet splanchnique du mésoblaste qui va former l'ébauche cardiaque: les cellules de ce feuillet renferment de très nombreux petits filaments onduleux groupés en amas extrêmement serrés.

Dans cette figure 5, les chondriosomes sont beaucoup plus nets qu'au stade précédent: d'abord, parce que les granulations vitellines sont maintenant presqu'entièrement résorbées; en second lieu, parce que, comme le décrit MEVES, le calibre des chondriosomes augmente dès le début du second jour de l'incubation. Cette augmentation, peu nette dans la figure 5 dessinée à un grossissement assez faible, apparaît clairement en comparant les figures suivantes aux figures 2, 3 et 4. Elle peut reconnaître, d'après MEVES deux explications: ou bien elle dépend d'une augmentation de la quantité de substance mitochondriale, ou bien d'un changement dans la consistance de cette substance. Le premier phénomène intervient à mon avis de toute évidence. La seconde manière de voir est rendue plausible par l'apparition de ces chondriosomes d'aspect creux que la méthode de BENDA montre aussi bien que l'hématoxyline ferrique. On les voit notamment dans les cellules des canalicules du corps de WOLFF (fig. 7), de l'épiderme (fig. 11), du feuillet externe de la plaque musculo-cutanée (figures 12 et 17), du mésenchyme (figures 20 et 23), dans les fibres musculaires embryonnaires (fig. 20), dans la paroi endothéliale du cœur (fig. 26). Dans certains cas, comme dans les canalicules du corps de WOLFF, quelques filaments ne présentent cet aspect qu'à leur extrémité: on a alors l'impression qu'il serait dû à un repliement du filament sur lui-même.

Examinons maintenant des embryons plus âgés et passons immédiatement à des stades plus avancés que ceux décrits par MEVES. Je me bornerai à donner quelques exemples empruntés aux différents organes.

L'épiderme de l'embryon de poulet est formé au second jour de cellules étoilées, anastomosées par leurs prolongements (fig. 12), qui ne tardent pas à se disposer en deux couches irrégulières (fig. 14). Celles-ci se régularisent dans la suite: les cellules profondes s'accroissent et s'alignent en une couche serrée; il se forme ainsi deux

assises cellulaires, l'une superficielle formée d'éléments plats, l'autre d'éléments cylindriques (fig. 11). Toutes ces cellules renferment des chondriosomes filamenteux qui dérivent des chondriosomes des stades précédents. Leur sort ultérieur n'a pas été étudié chez le poulet. Pour Meves, ils formeraient les filaments qui ont été décrits par un grand nombre d'auteurs [Ranvier (82), Kromayer (92), Renaut (97), Herxheimer (99), Schridde (06) etc.], dans le protoplasme des cellules épidermiques. D'après mes observations, ils donnent naissance chez le têtard de grenouille à ces corps filamenteux décrits pour la première fois par Eberth (66) et retrouvés dans la suite par Bataillon (91), Noetzel (95), Gaupp (96) et moi-même (05).

C'est dans le système nerveux que les chondriosomes subissent les changements les plus complets. Nous avons vu des chondriosomes dans toutes les cellules de la crête neurale et de la moëlle (fig. 5). On les trouve ensuite jusqu'au début du 4e jour, dans les prolongements neuroblastiques formant les racines antérieures (cf. la figure 36 de Meves) et dans les prolongements des cellules des ganglions spinaux (cf. la même figure du même auteur). Ma figure 6 représente un stade plus avancé et ne montre plus dans les prolongements de la cellule ganglionnaire encore bipolaire que quelques chondriosomes filamenteux: leur nombre a diminué et la majeure partie des prolongements est formée d'une substance fibrillaire présentant une réaction colorante toute différente. Meves voit dans les chondriosomes du système nerveux des éléments identiques à ceux que l'on met en évidence par la méthode au nitrate d'argent de Cajal, et par conséquent les précurseurs des neurofibrilles: je ne m'étendrai pas davantage sur ce point qui fait l'objet de recherches spéciales de la part d'un élève du laboratoire de l'Institut d'Anatomie, M. Hoven, recherches qui paraissent confirmer cette manière de voir. Je me bornerai à faire remarquer que plus tard (fig. 8 et chez l'adulte), il ne reste plus dans la fibre nerveuse d'éléments colorables par la méthode de Benda.

Cette différenciation du chondriome est progressive, mais, comme Meves l'a fait remarquer, elle n'est pas complète. Dans la figure 6, les cellules ganglionnaires renferment un grand nombre de chondriosomes, sous la forme de fins filaments disposés en un amas serré au voisinage du noyau; chez le poulet adulte, on en retrouve encore sous forme de granulations et de petits filaments, répandus dans tout le protoplasme et donnant une image très analogue à celles de Einar Sjövall (06.2), et surtout de von Bergen (04), notamment

à la figure 6 de cet auteur. Des granulations semblables existent également dans les cellules ganglionnaires de la queue du têtard de grenouille, malgré l'assertion contraire de BENDA. Nous verrons qu'il persiste de même dans le muscle adulte une partie du matériel qui a servi à former les myofibrilles (fig. 24).

Les cellules du mésenchyme renferment des chondriosomes de dimensions très variables: souvent très courts et assez gros dans les jeunes stades, ils peuvent atteindre et dépasser dans la suite la longueur de ceux représentés dans la figure 8. La figure 20 montre une cellule qui fournit un exemple caractéristique de chondriosomes très courts et en apparence creux.

L'étude de l'évolution ultérieure de ces éléments dans les cellules du mésenchyme ne rentre pas dans le cadre de ce travail. Je voudrais cependant encore ajouter que dès le huitième jour de l'incubation, on peut voir des chondriosomes prendre une position manifestement épicellulaire: cette disposition, qui est aussi celle des grains précollagènes de GOLOWINSKY (07), rend très vraisemblable le rôle attribué par MEVES (07.2 et 08) aux chondriosomes dans la formation des fibrilles de la substance conjonctive.

Si l'on examine des coupes de l'ébauche des pattes ou des ailes chez des embryons de différents âges, on constate que certaines cellules mésenchymatiques placées dans l'axe de l'ébauche, rétractent à un moment donné leurs prolongements, deviennent globuleuses, s'isolent ainsi au milieu d'une substance fondamentale transparente et se transforment en cellules cartilagineuses. Dans ces cellules, les filaments assez fins des stades précédents ont donné naissance à des chondriosomes épais et souvent très longs, de calibre absolument uniforme et légèrement onduleux. Ces filaments sont répandus dans toute l'étendue du corps cellulaire autour du noyau: ils peuvent s'entrecroiser dans tous les sens, mais ne paraissent pas s'anastomoser.

Le restant du cytoplasme est dans les cellules jeunes complètement homogène. Il s'y différencie plus tard une masse irrégulièrement arrondie, colorée en brun par la méthode de BENDA, qui, phénomène bizarre, enrobe dans sa substance quelques chondriosomes sur une certaine étendue (fig. 9)[1]. Les méthodes employées ne m'ont pas permis d'y rechercher la présence éventuelle de centrioles:

---

[1]) C'est MEVES qui a attiré mon attention sur cette particularité, au cours d'une démonstration faite au Congrès des anatomistes, à GIESSEN (09).

les grains que j'y ai parfois observés pouvaient n'être que la coupe de chondriosomes. Ces cellules cartilagineuses présentent un intérêt particulier et méritaient de nous arrêter un instant pour deux raisons. La première a déjà été signalée plus haut: c'est dans ces cellules que l'on observe le plus aisément et le plus nettement les chondriosomes sur le frais; leur étude permet de conclure formellement à l'existence réelle des chondriosomes dans les cellules embryonnaires. La seconde raison, c'est que la découverte de la possibilité de mettre cette structure en évidence par les méthodes appropriées à la conservation des chondriosomes a permis à Meves (07.3 et 08) de formuler des conclusions très importantes sur la nature de ces éléments et la structure du protoplasme, conclusions sur lesquelles je reviendrai dans la partie théorique.

Il n'est pas douteux que les chondriosomes des cellules cartilagineuses du poulet ne correspondent aux filaments décrits par Flemming, d'après des observations sur le frais, chez la larve de salamandre. Meves pense que le réseau décrit par Pensa (01) est peut être identique aux filaments de Flemming: remarquons que chez le poulet, il n'y a pas de réseau, ce qui ne constitue à la vérité qu'une différence secondaire. Il faut selon toute vraisemblance assimiler également à ces éléments ceux décrits par Heidenhain (00), von Bergen (04), Loewenthal (07), J. Arnold dans différents travaux (00, 07, 08), et von Smirnow (07). Ce dernier décrit chez *Siredon pisciformis* non seulement des filaments mais encore la condensation protoplasmique signalée plus haut: dans celle-ci, Smirnow décrit des granulations qu'il considère comme des centrioles, mais qui ne sont peut-être ici aussi que la coupe de filaments enrobés dans cette sorte de sphère. Quant aux formations décrites par Nowikoff (09), il est difficile de savoir à quoi elles correspondent, d'autant plus que l'auteur n'a rien trouvé de semblable chez les vertébrés: en tous cas, les éléments que je viens de décrire chez le poulet ne sont pas d'origine nucléaire et ne méritent nullement le nom de chromidies (v. partie théorique).

Les cellules de l'endothelium vasculaire, aussi bien des vaisseaux periphériques (figures 5, 10, 18) que du coeur (figures 5 et 26), renferment jusqu'au dernier stade étudié (10e jour) de nombreux chondriosomes filamenteux. Je n'ai aucune donnée sur leur sort ultérieur. Un rapprochement s'impose avec les formations décrites par von Bergen (04, fig. 54) dans l'endothelium des vaisseaux de la prostate du chien adulte.

On trouve également de très beaux chondriosomes dans les globules rouges: ils sont représentés par Meves (08) dans ses figures 14 à 16 (embryon de 27 heures) et 18 à 23 (embryon de 63 heures). Aux stades plus avancés, les filaments chondriosomaux existent encore, mais sont souvent masqués par un précipité provenant vraisemblablement de l'hémoglobine (fig. 10 en bas).

Les chondriosomes des cellules du corps de Wolff ont une disposition un peu spéciale: ce sont de longs filaments, présentant souvent des varicosités et formés de deux branches perpendiculaires entre elles; l'ensemble de ces éléments forme une sorte de corbeille au noyau.

Des filaments et des grains disposés en série ont été décrits dans le rein adulte de plusieurs espèces animales, notamment par Benda (99. 1 et 03. 2), Arnold (02), Takaki (07) etc. Je possède moi-même des préparations de rein de grenouille et de chat adultes dont les cellules renferment un grand nombre de filaments, intensément colorés en violet par la méthode de Benda. Il paraît à première vue justifié d'admettre l'identité de ces éléments et des chondriosomes des cellules embryonnaires: ce point mériterait cependant d'être établi par l'étude histogénétique de l'organe.

En ce qui concerne le tube digestif et ses enveloppes, je renvoie à la figure 33 de Meves (embryon de 63 heures): à 5 jours $^1/_2$, chez le plus âgé de mes embryons dont l'intestin soit bien fixé, il n'y a pas de changement notable à signaler. Je ne puis par conséquent donner aucun renseignement sur le rôle éventuel des chondriosomes dans le développement des fibres musculaires lisses.

Il résulte de cette étude des tissus embryonnaires du poulet que toutes les cellules de tous ces tissus renferment au 10e jour de l'incubation d'abondants chondriosomes: seules font exception les fibres nerveuses dans lesquelles les chondriosomes ont fait place aux neurofibrilles. En d'autres termes, le protoplasme des cellules embryonnaires présente une structure commune qui se transmet d'une génération cellulaire à l'autre au cours de la mitose, comme se transmet tout organule permanent de la cellule, le centriole par exemple. Cette transmission se poursuit vraisemblablement dans les stades ultérieurs: toutes les cellules de l'adulte doivent donc renfermer des chondriosomes, à l'état de traces tout au moins, ou des produits de leur différenciation. Nous arrivons ainsi à une con-

clusion analogue à celle formulée par Benda (99. 1), quand il écrivait: »Ich habe den Eindruck gewonnen, daß alle protoplasmareichen Zellen die entsprechend angeordneten und entsprechend färbbaren Körner wenigstens spurenweise enthalten«.

Modifications des chondriosomes pendant la mitose. J'ai déjà insisté à plusieurs reprises sur la persistance des chondriosomes pendant la mitose, caractère important qui permet d'affirmer la continuité de ces éléments aux différents stades du développement; il nous reste à examiner comment ils se comportent à ce moment.

Meves (08) a admis que »in den Zellen des Hühnerembryos scheint der Ablauf einer Mitose auf das Verhalten und die Lagerung der Mitochondrien und Chondriokonten gänzlich ohne Einfluß zu sein« (p. 840). J'ai observé pour ma part, à des stades plus avancés il est vrai, que ceux décrits par Meves, certaines dispositions des chondriosomes pendant la mitose, qui me paraissent mériter d'être signalées. C'est ainsi qu'assez souvent, et surtout dans les cellules du mésenchyme, les chondriosomes viennent se placer à l'anaphase entre les deux jeunes noyaux: par exemple dans la figure 8. Dans le feuillet myocardique, j'ai observé la même disposition et de plus une tendance des chondriosomes à s'aligner en filaments plus longs.

Il est une autre particularité qui me paraît plus intéressante. On observe parfois que pendant la mitose des chondriosomes filamenteux deviennent plus minces et plus nombreux: ces modifications sont d'autant plus frappantes que les filaments sont plus épais dans la cellule au repos. Elles se montrent nettement dans les figures 10 et 11 et surtout dans la figure 7. Je n'ai pas étudié d'une façon exacte les prophases de la division: il me paraît probable que les chondriosomes s'étirent et s'amincissent et se segmentent ensuite en un certain nombre de tronçons. Je ne sais pas davantage s'il y a quelque chose de constant dans le nombre de ces tronçons.

Quoi qu'il en soit, cette disposition m'a paru digne d'être signalée, parce qu'on pourrait peut-être y voir l'indication d'un processus tendant à répartir les chondriosomes d'une façon plus ou moins égale entre les cellules-filles. Une telle répartition paraît en effet plus simple à réaliser avec des chondriosomes grêles et nombreux, qu'avec un petit nombre d'éléments volumineux. Cette

hypothèse n'a, il est vrai, que des bases encore fragiles; une étude plus approfondie de ces phénomènes en démontrera peut-être l'exactitude.

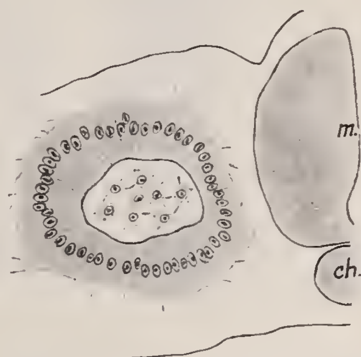
IV. Histogenèse de la substance contractile striée.

1. Tissu musculaire volontaire.

a) Genèse et évolution du myoblaste.

La majeure partie et probablement la totalité du système musculaire volontaire du tronc et des membres provient chez les vertébrés, de la plaque musculo-cutanée (Rückentafel de Remak): celle-ci se forme aux dépens des parois de la protovertèbre par un processus décrit par Rabl (88) chez le poulet de la façon suivante et qui est dans ses grandes lignes commun à tous les amniotes.

Figure A.



Coupe transversale passant par la région postérieure du tronc d'un embryon de 55 heures. Obj. apochr. Zeiss. 8 mm. Oc. 6.

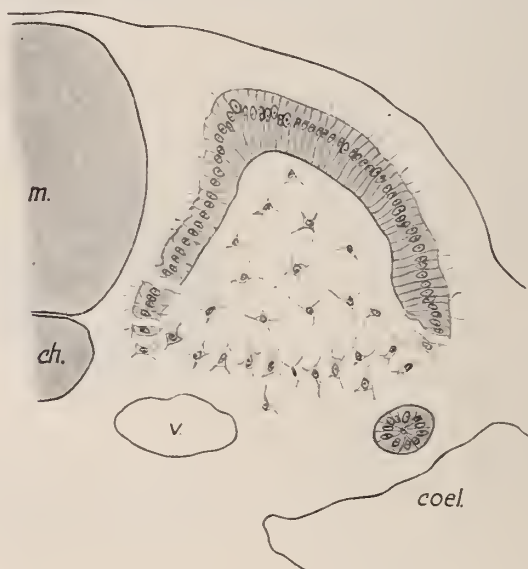
La protovertèbre a tout d'abord la forme d'un cube creux, dont la paroi est formée d'une couche de cellules cylindriques et dont la cavité renferme dès les premiers stades quelques cellules étoilées (urwirbelkern: fig. A). A un stade un peu plus avancé, la protovertèbre a pris à la coupe transversale une forme triangulaire et est limitée par conséquent par trois parois: une paroi médiale en rapport avec le système nerveux et la chorde, une paroi latérale en rapport avec l'épiderme et une paroi inférieure. De ces feuillets, seuls le feuillet latéral et la moitié dorsale du feuillet médial interviennent dans la formation de la plaque musculo-cutanée.

On constate bientôt en effet que les éléments du feuillet inférieur se transforment en cellules étoilées (Fig. B). Ce processus gagne peu à peu la paroi médiale; l'amas de cellules mésenchymatiques ainsi formé, joint aux éléments de l'urwirbelkern, constitue le sclérotome. Quant à la partie du feuillet médial qui a conservé son caractère épithélial, il vient s'appliquer à la face interne de la lame latérale; ses éléments prolifèrent et finissent par constituer

avec la lame latérale un feuillet épithélial double: la plaque musculo-cutanée (figures D et E).

D'après mes observations, cette description doit être légèrement modifiée en deux points. Tout d'abord, il n'est pas absolument exact de dire que la moitié dorsale de la lamelle médiale vient s'appliquer contre le feuillet latéral de la protovertèbre. Il ne persiste en effet de la paroi médiale que quelques cellules (cf. la figure 31

Figure B.

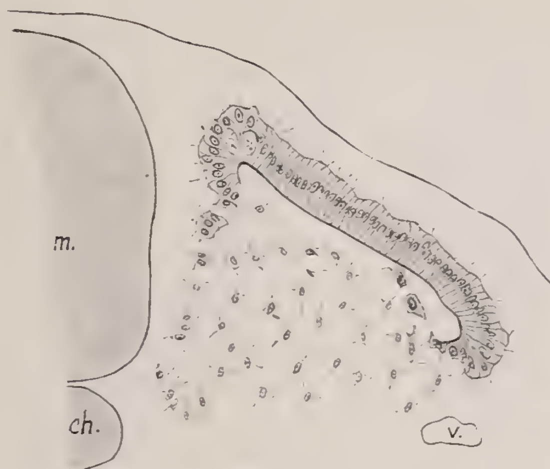


Coupe transversale passant par la région postérieure du tronc d'un embryon de 77 heures. Même grossissement.

de Meves et ma figure C dans le texte): le point de réflexion du feuillet latéral dans le feuillet médial constitue une zone de prolifération extrêmement active et les produits de cette prolifération cheminent à la face interne du feuillet latéral et doublent celui-ci.

En second lieu, il est bon de remarquer que le bord ventral du feuillet latéral est lui aussi le siège d'une prolifération cellulaire et intervient également, quoique peu activement, dans la formation du feuillet interne de la plaque musculo-cutanée: c'est ce que démontrent des images comme la figure 1 de Fischel (95) et ma figure 17. Dans celle-ci, qui correspond à ma figure D dans le texte, le feuillet interne n'est pas encore complet et l'on trouve cependant dans la

Figure C.



Du même embryon que la figure B. Coupe passant un peu en avant de la précédente. Même grossissement.

partie inférieure des cellules présentant déjà tous les caractères des myoblastes: ces myoblastes doivent évidemment provenir des cellules du bord ventral.

Figure D.



Du même embryon que la figure C: région antérieure. Même grossissement.

Ce mode de formation de la plaque musculo-cutanée avait déjà été entrevu par Kölliker (76) quand il écrivait: »Die Muskelplatten stellen bei den Vögeln anfangs einfache Blätter dar, werden dann aber später allem Anschein nach durch Wucherungen vom dorsalen und ventralen Rande aus doppelt (p. 803—804).«

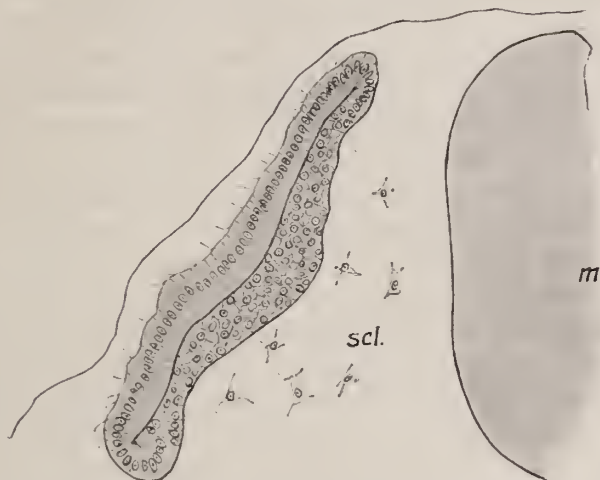
L'étude de l'évolution ultérieure de la plaque musculo-cutanée sur des coupes transversales montre qu'elle ne persiste pas longtemps à l'état du feuillet épithélial double. De la lamelle externe se détachent des cellules qui prennent une forme étoilée et se transforment en cellules de mésenchyme. Ce processus débute au commencement du 3e jour chez le poulet et comme chez tous les amniotes, ainsi que Rabl (88) l'a montré le premier, un peu en dessous de la moitié de la hauteur de la plaque musculo-cutanée (Fig. F). Il s'étend ensuite vers le haut et vers le bas, et gagne rapidement l'extrémité inférieure, qui n'est plus constituée alors que par le feuillet interne. A l'extrémité supérieure, le caractère épithélial du feuillet externe persiste longtemps (jusqu'au 5e jour) sur une très petite étendue et représente encore une véritable zone de prolifération: ces cellules sont souvent en mitose. Il est à peine besoin de faire remarquer après cette description que la plaque musculo-cutanée ne se termine jamais, ni dorsalement ni ventralement, par une calotte épithéliale coiffant le feuillet interne, comme le représente Kaestner (90: fig. 7): le feuillet interne se continue tout naturellement, au bord dorsal comme au bord ventral, dans le feuillet externe[1]).

La transformation du feuillet externe de la plaque musculo-cutanée en mésenchyme est niée par deux auteurs: Kollmann (91) dont les observations ont porté sur l'embryon humain, et Bardeen (00) sur l'embryon de porc. Pour Kollmann, le feuillet externe persisterait sous la forme d'une couche continue et formerait la musculature ventrale; pour Bardeen, ses éléments se mêleraient à ceux du feuillet interne et se transformeraient tous en myoblastes. Je reviendrai dans un instant sur cette question de la participation

---

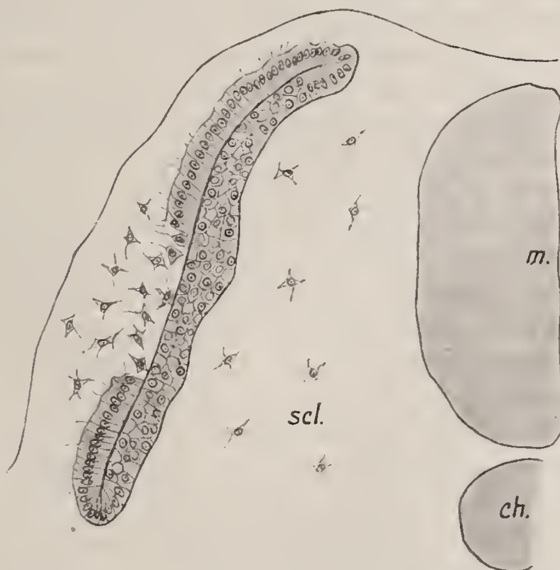
[1]) Il me paraît inutile d'insister sur ce fait bien connu que le processus de la transformation de la protovertèbre en plaque musculo-cutanée et les modifications de celle-ci débutent dans les myotomes antérieurs et s'étendent ensuite progressivement dans le sens cranio-caudal: un même embryon peut par conséquent fournir tout une série de stades de ces modifications. De même il est à peine besoin de faire remarquer que la première ébauche du système musculaire volontaire est une ébauche segmentaire.

Figure E.



Embryon de 85 heures. Coupe transversale passant par la région moyenne du tronc. Même grossissement.

Figure F.



Coupe transversale passant par le second somite du même embryon que les figures B, C et D. Même grossissement. L'envahissement de la lamelle interne du myotome par des éléments de la lamelle externe n'a pas été représenté.

du feuillet externe à la formation de fibres musculaires. Sa persistance comme couche continue et sa non-intervention dans la formation du derme paraissent a priori très peu vraisemblables: la figure 8 de Fischel (95) empruntée à un embryon humain de 4 semaines, contredit du reste les données de Kollmann. Quant à Bardeen, la conservation de son matériel ne paraît pas, d'après ses figures, à l'abri de tout reproche.

Un examen plus approfondi du feuillet musculo-cutané toujours sur les coupes transversales, permet de constater un certain nombre de particularités intéressantes. Comme le montre la figure 17, les cellules de la lamelle externe sont des éléments cylindriques disposés généralement en une couche unique, et terminés du côté externe par des prolongements anastomosés. Ces cellules renferment de nombreux chondriosomes. Aux bords dorsal et ventral de la plaque musculo-cutanée on observe souvent, comme je l'ai déjà dit, des mitoses et toutes les formes de transition entre les cellules de la lamelle externe et les éléments de la lamelle médiale, les myoblastes. Ceux-ci forment une couche dont l'épaisseur augmente vers le milieu du myotome. Ils ont un aspect très caractéristique: le noyau est très volumineux, clair et renferme un gros grain chromatique; le corps protoplasmique est, dans la région nucléaire, réduit à une mince couche; on y observe un nombre variable de granulations, qui sont des myofibrilles coupées transversalement. J'insiste sur ceci: tant que la lamelle externe persiste, les myoblastes sont étroitement serrés les uns contre les autres (fig. 17) et forment une couche nettement délimitée, aussi bien du côté interne, c'est à dire du sclérotome, que vis à vis de la lamelle externe.

Autre particularité digne d'être notée: si l'on suit la série des coupes transversales qui intéressent un myotome déterminé, on constate que les noyaux des myoblastes apparaissent exclusivement dans une zone moyenne, relativement peu étendue, du myotome: sur un quart ou un cinquième du nombre total des coupes.

Avec la dislocation de la lamelle externe coïncide l'apparition d'un autre phénomène: l'invasion de la lamelle interne du myotome par des cellules de la lamelle externe. Dès que celles-ci perdent leur disposition en palissade et se transforment en cellules étoilées, et par conséquent tout d'abord dans la moitié inférieure du myotome, on constate que les myoblastes ne forment plus une couche serrée comme aux stades précédents: des cellules de la lamelle externe pénètrent dans la couche myoblastique et la découpent en une série

d'ilôts. Ce phénomène est très nettement visible dans la coupe frontale représentée figure 16 et mieux encore dans la figure 19 (coupe transversale): cette image nous montre des myoblastes nettement reconnaissables à leur gros noyau et à la présence de myofibrilles, formant des faisceaux séparés par des cellules étoilées; celles-ci se distinguent aisément des myoblastes par leur forme et l'aspect de leur noyau, et aussi par les caractères des chondriosomes qu'elles renferment. Le processus que je viens de décrire s'accentue dans les stades ultérieurs et finit par amener un mélange intime des éléments des deux feuillets de la plaque musculo-cutanée.

Kaestner (92), Fischel (95), Engert (02) ont signalé la même disposition et nous avons vu que Bardeen (00), tout en niant la transformation des cellules de la lamelle externe en mésenchyme, voit également ces cellules envahir la lamelle interne. Par contre, Kollmann (91) nie l'existence de ce phénomène, puisque il pense, comme je l'ai dit plus haut, que la lamelle externe persiste sous forme de couche continue. Ma description n'est pas non plus d'accord avec la figure que donne Maurer (04: p. 35, fig. 24) d'une coupe transversale d'un embryon de poulet du 5e jour. Maurer représente le feuillet interne du myotome envahi par des éléments provenant du sclérotome: ce qui aboutit à la subdivision provisoire d'ailleurs, de ce feuillet en éléments rappelant les »Muskelbänder« des cyclostomes. Or, le myotome est très nettement délimité du côté interne, comme je l'ai représenté dans mes figures 12, 14, 16 et 18 (coupes frontales) et 17 et 19 (coupes transversales) jusqu'à un stade très avancé, et l'invasion par des éléments du sclérotome, si tant est qu'elle se produise, est toujours précédée du phénomène décrit plus haut: la pénétration des cellules de la lamelle externe dans la lamelle interne. La figure de Maurer est donc en tous cas inexacte en deux points: tout d'abord, elle nous montre la couche myoblastique nettement limitée du côté externe, après la transformation de la lamelle externe en mésenchyme; en second lieu, elle représente le feuillet musculaire comme une masse protoplasmique multinucléée. Or, l'étude des coupes transversales montre que chaque myoblaste est parfaitement délimité: il n'y a pas de syncytium myoblastique. Un rapprochement avec les »Muskelbänder« des vertébrés inférieurs est donc purement schématique et ne se justifie nullement.

La question se pose maintenant de savoir quel est le sort ultérieur des éléments provenant de la lamelle externe. Vont-ils sim-

plement former le perimysium ou se transformeront-ils en fibres musculaires? En d'autres termes, le développement des fibres musculaires striées se fait-il exclusivement aux dépens de la lamelle interne du myotome, ou bien la lamelle externe intervient-elle aussi dans cette formation? Les deux opinions ont été défendues: tandis que MAURER (94), RABL (88), HERTWIG (02) et ENGERT (02) admettent la première d'entre elles, BALFOUR et plus récemment KAESTNER (92), KOLLMANN (91) et BARDEEN (00) sont partisans de la seconde. Nous avons vu comment KOLLMANN conçoit la transformation du feuillet externe en fibres musculaires et j'ai déjà montré que sa description est vraisemblablement inexacte. KAESTNER a vu l'invasion de la lamelle interne par les cellules de la lamelle externe et croit que ces cellules se tranforment en myoblastes: à la vérité, ce n'est là qu'une simple affirmation et l'auteur ne donne aucune figure ni aucun détail de cette transformation. Son opinion n'est cependant pas à rejeter a priori et l'on peut même se demander si pour les amniotes tout au moins, il y a entre cette manière de voir et celle de HERTWIG, RABL, MAURER et ENGERT une différence fondamentale: nous avons vu en effet que la lamelle médiale du myotome est presqu'entièrement reconstituée aux dépens d'éléments du bord ventral et dorsal du myotome, par conséquent d'éléments provenant de la lamelle externe; la manière de voir de KAESTNER revient simplement à admettre la possibilité de la transformation en myoblastes d'éléments de la lamelle externe qui ne se sont pas groupés en une couche continue, qui n'ont pas pris au préalable un caractère épithélial.

Les images sur lesquelles BARDEEN se base (et notamment ses figures 18 et 19) se rapportent à des stades jeunes, dans lesquels la lamelle externe est encore conservée: or nous avons déjà vu que les bords dorsal et ventral du myotome fournissent constamment des jeunes myoblastes et nous verrons dans un instant que les bords antérieur et postérieur de la plaque musculo-cutanée se comportent de la même façon: ce sont sans doute des éléments provenant de ces deux bords que BARDEEN a pris, à juste titre du reste, pour de futures fibres musculaires.

Ni GODLEWSKY (02) ni MLODOVSKA (08) n'ont étudié les premiers stades du développement du système musculaire, mais ils admettent tous deux, le premier pour les mammifères, la seconde pour le poulet, l'intervention d'éléments mésenchymatiques dans la genèse des fibres musculaires striées. »Diese Zellen,« écrit GODLEWSKY p. 114,

»,Myoblasten‘, können entweder im Urwirbel selbst entstehen und an Ort und Stelle sich weiter differenzieren, oder es handelt sich um Zellen, welche zwar in direktem genetischem Zusammenhang mit den Urwirbeln stehen, die sich aber nicht loco, sondern erst an anderer Stelle in Muskelfasern umwandeln.« Son élève MLODOVSKA pense que, chez le poulet, des cellules mésenchymatiques se fusionnent bout à bout et se transforment en fibres musculaires striées: ce processus interviendrait déjà au cours de la disparition de la métamérie. Mes propres observations me permettent de rejeter cette manière de voir: si des éléments étrangers à la lamelle interne du myotome interviennent dans la formation des fibres musculaires, ce n'est certainement pas à ce stade, mais plus tard, après la disparition de la métamérie et la transformation des myoblastes fusiformes en éléments cylindriques (v. plus loin).

La solution de cette question comporte l'étude minutieuse des éléments du feuillet externe aux stades ultérieurs. Mes observations actuelles ne me permettent pas, faute de matériel suffisant, de la trancher: voici à quoi elles se bornent. Si l'on étudie le sort des éléments interposés entre les myoblastes, on constate que ces éléments se disposent autour des myoblastes de façon à leur former des gaines: au stade le plus âgé que je possède (9 jours $^1/_2$), ils apparaissent souvent à la coupe longitudinale comme des colonnes de quelques cellules, appliquées contre les fibres musculaires embryonnaires, et dans lesquelles les chondriosomes s'orientent parallèlement. L'examen des coupes transversales montre de même les fibres musculaires entourées de cellules: on obtient ainsi des images analogues à celles que MEVES (09) a figurées pour les membres de l'embryon de poulet. Selon cet auteur, les cellules entourant les fibres musculaires seraient destinées à former de nouvelles fibres: la multiplication des fibres musculaires ne se produirait pas, tout au moins dans les premier stades du développement, par division longitudinale comme on l'admet assez généralement, mais aux dépens d'éléments non encore différenciés. MEVES base cette opinion, déjà exprimée par MORPURGO (99) sur le fait suivant: à mesure que le nombre de fibres musculaires augmente au cours du développement, le nombre de gaines cellulaires diminue.

Mon matériel, comme je l'ai déjà dit, n'est pas suffisant pour m'assurer du sort de ces gaines ni pour rechercher la transformation éventuelle des chondriokontes de ces cellules en myofibrilles. Je serais assez tenté d'admettre la manière de voir de KAESTNER en

me basant sur la comparaison des images que je viens de décrire avec celles de Meves: on aurait ainsi une explication satisfaisante du mode de multiplication des fibres musculaires et de l'accroissement du feuillet myoblastique du côté ventral. Mais une difficulté théorique surgit ici. Nous verrons tout à l'heure que les fibres musculaires provenant de la lamelle interne du myotome sont le produit de l'allongement d'une seule cellule, d'un seul myoblaste: ici il faudrait vraisemblablement admettre un fusionnement de cellules et par conséquent deux modes d'origine tout différents pour la fibre musculaire striée. Cette double origine a été admise par Godlewsky (02), mais sa description me paraît peu plausible. La question, on le voit, est loin d'être tranchée et ce point demande de nouvelles recherches.

Reprenons, sur des coupes longitudinales cette fois, l'étude des premiers stades de la différenciation du myotome.

La figure 12 représente une coupe frontale du feuillet musculo-cutané peu après sa formation. Les éléments qui constituent la lamelle interne sont comme on le voit dans cette figure, de deux espèces. Dans la partie moyenne, il y a quatre longues cellules fusiformes, pourvues d'un noyau d'aspect spécial, grande vésicule claire renfermant un seul gros grain chromatique: ces cellules sont des myoblastes déjà nettement caractérisés. Aux deux extrémités, les deux feuillets du myotome se continuent insensiblement l'un dans l'autre: on observe à ce niveau toutes les formes de transition entre les cellules du feuillet externe et les myoblastes, et très souvent des figures de division karyokinétique. Les quatre bords de la plaque musculo-cutanée constituent donc des zones de prolifération, de formation de jeunes myoblastes; de ces quatre bords, c'est comme nous l'avons vu, le bord supérieur qui subsiste le plus longtemps: jusqu'au 6e jour de l'incubation.

La figure 14 représente un stade plus avancé. La lamelle externe du myotome est sur le point de se transformer en mésenchyme: cette transformation s'indique déjà dans la partie moyenne, et c'est du reste toujours par là qu'elle débute. La lamelle interne est fusiforme: le renflement médian correspond à une série de grands noyaux manifestement myoblastiques. Ainsi se confirme ce que nous avons déjà reconnu par l'étude des coupes transversales: à savoir que les noyaux musculaires se trouvent réunis en une zone peu étendue dans la partie moyenne du myotome. L'examen minutieux,

à l'immersion, d'un grand nombre de coupes d'embryons d'âges différents m'a permis de reconnaître que ces noyaux, sitôt différenciés, ne se multiplient plus, ni par division directe, ni par karyokinèse, pendant un temps très long. Une fois qu'ils ont pris les caractères que nous avons reconnus plus haut aux noyaux des myoblastes, ils sont entrés dans une phase de repos dont ils ne sortiront qu'au stade de la disparition de la métamérie. Leur nombre n'augmente qu'en raison directe de l'augmentation du nombre des myoblastes, formés aux quatre bords de la plaque musculo-cutanée.

Ces observations confirment par conséquent celles d'Eycleshymer (04): chez Necturus, cet auteur a vainement cherché lui aussi la multiplication des noyaux myoblastiques et a conclu fort justement en faveur d'une néoformation constante de myoblastes aux quatre bords du myotome.

Il n'est généralement pas facile de se rendre compte de la forme des éléments cellulaires auxquels appartiennent ces noyaux: les limites des myoblastes, si nettes sur les coupes transversales (fig. 17), le sont très peu sur les coupes longitudinales. Lorsque l'orientation de la coupe est favorable (fig. 14), on peut reconnaître que le feuillet interne de la plaque musculo-cutanée est formé d'un certain nombre d'éléments fusiformes, mononucléés, aussi longs que le segment auquel ils appartiennent et dont les bouts effilés convergent légèrement aux extrémités du myotome. La figure 15 représente un de ces éléments isolés, à un assez fort grossissement. Il n'est donc pas question ici d'un fusionnement de cellules: les myoblastes des stades précédents se sont simplement allongés en même temps que le myotome lui-même.

Aux deux extrémités du feuillet interne, on trouve dans la figure 14, insinués entre les extrémités des myoblastes, des éléments cellulaires polyédriques, pourvus de chondriosomes filamenteux. Certains de ces éléments forment une transition avec les myoblastes différenciés. Il est possible qu'une partie d'entre eux proviennent déjà à ce stade des éléments de la lamelle externe.

Celle-ci a complètement disparu au stade représenté figure 16. Une partie des éléments que la constituaient ont maintenant envahi le feuillet musculaire; ils forment entre les myoblastes, de part et d'autre de la région des noyaux, des traînées de petites cellules qui se multiplient par karyokinèse. Les myoblastes se sont encore allongés. Du côté du sclérotome, le feuillet musculaire est toujours très nettement délimité.

Il résulte de ce que nous venons de voir que les éléments musculaires qui constituent le feuillet interne du myotome sont des éléments parfaitement individualisés résultant de l'allongement d'une seule cellule: c'est exactement la disposition qui est réalisée chez le type le plus primitif des vertébrés, l'amphioxus. Cette description confirme les données d'un grand nombre d'auteurs, notamment de Rabl, van Wijhe, Kollmann, pour des groupes très différents du règne animal, et plus spécialement celles de Kaestner pour le poulet; elle est en contradiction avec celles de Maurer (cyclostomes, sélaciens, téléostéens, ganoïdes, etc.) et les travaux récents de Godlewsky (02) et Mlodovska (08)[1]. Je me bornerai à discuter en détail les opinions de ces derniers auteurs.

Chez le lapin, Godlewsky décrit les myoblastes comme anastomosés dès les premiers stades par des ponts protoplasmiques: j'avoue n'avoir pu comprendre exactement l'orientation de la figure 1 de Godlewsky qui représente ce stade. Plus tard, les myoblastes se fusionnent complètement et forment une masse protoplasmique multinucléée: les figures 2 et 3 qui correspondent à cette description, ne représentent que les extrémités de deux myotomes voisins et n'intéressent pas la partie moyenne du myotome, dans laquelle chez le poulet se trouvent les noyaux myoblastiques. On voit dans ces figures, entre des faisceaux de myofibrilles encore homogènes, des noyaux, sans territoires cellulaires distincts. S'il est possible de tirer des conclusions pour le lapin de ce qui se passe chez le poulet, je serais fortement tenté de croire que ces noyaux appartiennent à de jeunes myoblastes non encore différenciés, formés au point de réflexion du feuillet externe dans le feuillet interne du myotome, et dont les limites, peut-être peu visibles après le fixateur employé par Godlewsky, n'auraient pas été reconnues par cet auteur.

Godlewsky admet du reste la possibilité du développement d'une fibre musculaire aux dépens d'un seul myoblaste: mais il considère ce fait comme exceptionnel. Mes observations sur le poulet me porteraient à le considérer comme constant, d'autant plus que la coexistence de deux processus aussi différents dans le myotome de la même espèce paraît peu vraisemblable.

Mlodovska est arrivée chez le poulet aux mêmes conclusions que Godlewsky: les myoblastes d'abord anastomosés par des prolonge-

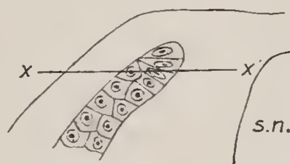
---

[1]) Chez Necturus, Eycleshymer (04) admet un stade syncytial passager: chaque fibre musculaire définitive correspond à une cellule embryonnaire.

ments, se fusionnent ensuite en une masse syncytiale. Il importe tout d'abord de faire remarquer que le premier stade décrit et figuré par Mlodovska représente un myotome immédiatement après la disparition de la lamelle externe: c'est évidemment là un stade beaucoup trop avancé pour commencer l'étude du développement du feuillet musculaire. De plus, l'interprétation de l'auteur est erronée.

La figure 1 de Mlodovska représente une couche de cellules cylindriques placées perpendiculairement au grand axe de l'embryon et se continuant insensiblement à chaque extrémité du myotome, du côté externe, dans une masse protoplasmique multinucléée. Cette image ne peut s'interpréter que de la façon suivante: elle représente une coupe frontale de l'embryon, effleurant le sommet d'un myotome. Cette coupe n'est pas perpendiculaire au plan du myotome, mais légèrement oblique: dans le schéma ci-contre (fig. G, coupe transversale de l'embryon) elle passe en x x'; elle intéresse par conséquent successivement en allant de dedans en dehors des cellules du bord dorsal encore épithélial du myotome, puis des éléments placés en dessous de celles-ci, et qui sont des myoblastes déjà plus ou moins différenciés (la masse protoplasmique multinucléée de Mlodovska).

Figure G.



Coupe transversale schématique d'un embryon, passant par un myotome dont la lamelle externe est entièrement transformée en mésenchyme (correspondant à la fig. 1 de Mlodowska).

Mes observations me permettent de rejeter formellement l'existence d'un syncytium myoblastique, aussi bien à ce stade qu'aux stades ultérieurs. Mlodovska n'a d'ailleurs pas reconnu les caractères des noyaux musculaires qui permettent de les distinguer immédiatement au milieu du myotome: c'est pourquoi elle attribue la même valeur à tous les noyaux semés dans le myotome qu'elle représente fig. 3. Elle ne paraît pas non plus avoir étudié les coupes transversales qui lui eussent permis de reconnaître sûrement l'existence des limites des myoblastes. Enfin, son erreur est peut-être imputable en partie à la conservation insuffisante de son matériel pour une étude histogénétique fine; une preuve de cette insuffisance nous est donnée par le fait suivant: Mlodovska ne voit de fibrilles qu'au 6e jour, alors qu'on trouve déjà des fibrilles homogènes très abondantes au début du 3e jour, et des fibrilles entièrement différenciées à la 87e heure.

L'ébauche du système musculaire volontaire était au point où nous l'avons laissée, rigoureusement segmentaire; dans le courant du cinquième jour chez le poulet, se produit un phénomène extrêmement intéressant, décrit pour la première fois d'une façon assez complète par Godlewsky (02), la disparition de la métamérie. On voit à ce stade certains myoblastes s'allonger, pousser une extrémité dans le tissu conjonctif dissépimentaire, puis dans le segment voisin: les limites des myotomes deviennent ainsi moins nettes et finissent par disparaître. Ce processus débute naturellement au voisinage de l'extrémité antérieure de l'embryon.

Godlewsky (02) pour les mammifères et Mlodovska (08) pour le poulet ont admis que ce phénomène résulte d'un véritable fusionnement progressif des myotomes, formés d'après eux d'une masse syncytiale. Nous avons vu au contraire que chez le poulet, les segments musculaires sont constitués par des cellules parfaitement individualisées, et il y a lieu dès lors de se demander si le prolongement myoblastique qui a passé dans le myotome voisin va effectivement se fusionner avec un autre myoblaste ou s'il conserve son individualité: en d'autres termes, si la disparition de la métamérie ne dépend pas simplement d'une interpénétration des myotomes.

Godlewsky et Mlodovska ne se sont pas posé cette question, qui n'avait du reste, dans leur théorie syncytiale du feuillet musculaire, qu'un intérêt très secondaire. Sa solution est pour nous au contraire très importante: d'elle dépend notre conception de la fibre musculaire striée. Si réellement les éléments constitutifs de deux myotomes voisins se fusionnent, nous arrivons à la même conclusion que Godlewsky et Mlodovska qui voient dans la fibre musculaire le produit du fusionnement de plusieurs cellules embryonnaires, avec cette simple différence que ce fusionnement se produirait pour moi plus tardivement que ne le pensent ces auteurs. Dans le cas au contraire où il y aurait simplement interpénétration des myotomes, nous sommes amenés à conclure en faveur de l'unicellularité de la fibre musculaire.

Mes observations me portent à adopter cette dernière manière de voir. J'ai examiné avec le plus grand soin et à l'aide des plus forts grossissements de nombreuses images de ce stade intéressant. Cette étude m' a donné la conviction que les prolongements des myoblastes ne se fusionnent pas: un myoblaste en s'allongeant pénètre dans le myotome voisin et s'insinue entre les éléments qui constituent celui-ci. Les images que l'on observe aux stades ultérieurs,

lorsque le phénomène de la disparition de la métamérie est plus avancé, ne parlent pas non plus en faveur d'un fusionnement: les fibres musculaires embryonnaires ne s'étendent pas d'emblée, comme le décrit Godlewsky pour le lapin, sur plusieurs territoires myotomaux, mais empiètent d'abord légèrement sur les 2 segments voisins du myotome auquel elles appartiennent.

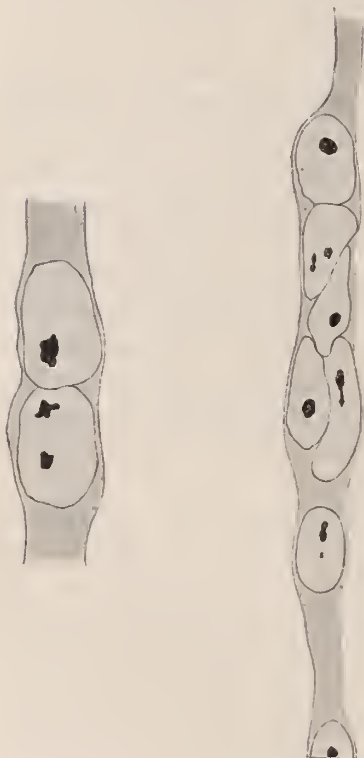
En même temps que le système musculaire perd sa disposition segmentaire, les myoblastes jusque là fusiformes et mononucléés, subissent les changements suivants. Le noyau sort de la longue phase de repos dans laquelle il était entré en même temps qu'il se différenciait; il se multiplie activement et les produits de cette multiplication, d'abord groupés en amas d'aspect très caractéristique, s'écartent ensuite les uns des autres et se disposent à des intervalles assez réguliers. En même temps, le myoblaste s'allonge et prend la forme d'un cylindre, légèrement étranglé entre deux noyaux. Un tel élément, abondamment pourvu de myofibrilles aussi longues que lui-même et disposées en une couche périphérique, mérite dès maintenant le nom de fibre musculaire.

Par quel processus le noyau du myoblaste se multiplie-t-il? Godlewsky et Mlodovska admettent l'existence de karyokinèses. A la vérité, les images de Godlewsky ne montrent pas un seul noyau typique de myoblaste en division mitotique et il y a lieu de se demander si ses figures 17 et 18, qui correspondent à des stades plus avancés, représentent réellement des noyaux musculaires en voie de division, ou des noyaux appartenant à des cellules du tissu conjonctif voisin, placées au-dessus ou au-dessous de la fibre dessinée: cette dernière hypothèse me paraît d'autant plus plausible que dans les figures de Godlewsky, les noyaux en question sont entourés d'un territoire cellulaire assez nettement délimité. Quant à Mlodovska, il s'agit dans ses figures 2, 4 et 5 non pas de myoblastes, mais de cellules mésenchymatiques en voie de division.

J'ai figuré ci-contre (figures H et I) deux aspects sous lesquels se présentent les noyaux musculaires au début de la multiplication: leur disposition en un amas d'éléments moulés les uns sur les autres (fig. I) est absolument constante et caractéristique. Ces aspects éveillent immédiatement l'idée d'une fragmentation nucléaire, d'une multiplication par voie directe, amitotique. Avant d'admettre l'existence de ce mode de multiplication, j'ai étudié attentivement les

nombreux coupes que je possède d'embryons aux stades en question, c.-à.-d. depuis le 5e jour, sans jamais trouver un noyau musculaire à une phase quelconque de la division karyokinétique. J'en conclus que la multiplication des noyaux se fait exclusivement par amitose. Telle est également la conclusion de MORPURGO (99), qui, étudiant le développement des fibres musculaires striées chez le jeune rat, n'a vraisemblablement pas vu d'images comme celles que l'on trouve chez le poulet, mais a vainement cherché des mitoses; telle est aussi l'opinion de BARDEEN (00). GODLEWSKY considère ce mode de multiplication des noyaux comme exceptionnel.

Figures H et I.



Fibres musculaires chez un embryon de 7 jours 1/2: stades de division amitotique des noyaux musculaires. Les chondriosomes et les fibrilles n'ont pas été représentés. Liq. de FLEMMING, hématoxyline ferrique. ZEISS. imm. apochr. 2 mm. ap. 1,30 Oc. 12.

Ces amitoses peuvent-elles être suivies de division karyokinétique? L'ancienne doctrine de ZIEGLER et VOM RATH rejette complètement cette possibilité et ne voit dans l'amitose qu'un processus dégénératif. Des observations récentes sont en contradiction avec cette manière de voir. CHILD (07), PATTERSON (08), MAXIMOW (08) ont décrit dans les tissus embryonnaires normaux de vertébrés et d'invertébrés des amitoses qui sont suivies de division du corps cellulaire et dont les produits sont capables de se multiplier ultérieurement par karyokinèse. C'est ainsi que MAXIMOW figure un spirème dans de jeunes noyaux produits par division directe et encore incomplètement séparés. Les auteurs cités sont d'accord pour voir dans ce processus un mode de multiplication rapide se produisant dans les zones de forte croissance.

Je n'ai pas trouvé de figures karyokinétiques dans les muscles

du poulet adulte: ce résultat négatif ne me permet cependant pas de conclure à leur inexistence, car je n'ai pas trouvé non plus de divisions directes et les phénomènes de multiplication nucléaire dans le tissu musculaire adulte doivent être très peu marqués. Mes observations ne peuvent par conséquent me permettre de tirer des conclusions en faveur de l'existence de karyokinèses consécutives à des amitoses: ce qui est absolument certain par contre, c'est que les divisions directes que l'on observe dans les fibres musculaires embryonnaires du poulet ne constituent pas un phénomène dégénératif, mais un processus absolument normal et de plus, en parfait accord avec mes observations sur le développement de la fibre musculaire striée, c.-à.-d. avec son origine unicellulaire.

Une coupe frontale dans la région dorsale d'un embryon du poulet du 6e jour et au delà, nous montre le système musculaire d'origine segmentaire formé de fibres multinucléées telles que je viens de les décrire. Ces fibres ne forment pas une couche compacte, mais sont séparées par des éléments provenant du feuillet externe, (et peut-être aussi tardivement du sclérotome): ce processus a débuté, nous l'avons vu plus haut, dès le 3e jour de l'incubation. Il n'est par conséquent pas exact de dire comme Mlodowska: »Nachdem durch die Verbindung der hintereinander liegenden Myomere mittels Plasmabrücken die Metamerie in dem Muskelsystem vollständig verwischt wird, enthalten die einzelnen Myomere noch keine deutlich differenzierten Fasern. Sie bilden vielmehr anfangs eine einheitliche Plasmamasse mit zahlreichen, darin verlaufenden Fibrillen (p. 163).« La transformation du feuillet musculaire en fibres isolées devient très nette en même temps que la disposition segmentaire primitive disparaît et que le myoblaste fusiforme se transforme en un élément cylindrique, mais s'esquisse déjà beaucoup plus tôt.

Dans la suite, l'accroissement inégal des travées conjonctives amène le groupement des fibres en petits faisceaux, formant eux-mêmes des faisceaux plus volumineux. Dans le processus de modellage définitif du muscle intervient encore un autre phénomène signalé par un bon nombre d'auteurs et notamment par Schaffer (93) et Godlewsky, et sur lequel Mlodowska a beaucoup insisté: la dégénérescence d'un certain nombre de fibres musculaires embryonnaires. Il me paraît inutile de m'étendre sur ce processus qui s'accompagne comme partout de la production de sarcolytes et ne présente rien de particulier. Sa valeur me paraît avoir été très

heureusement définie par SCHAFFER quand il écrit: „Es kommt der Sarkolyse auch eine modellierende Tätigkeit zu, was ich am besten durch den Vergleich mit den Vorgängen im wachsenden Knochen ausdrücken zu können glaube« (p. 124, 93).

Nous pouvons résumer ces observations sur le développement de la fibre musculaire striée de la façon suivante. Chaque fibre musculaire striée du poulet[1]) est le produit de la différenciation d'une seule cellule de la lamelle médiale du myotome, lamelle médiale qui se reconstitue presqu'entièrement et s'accroit uniquement aux dépens d'éléments du feuillet latéral suivant les quatre bords de celui-ci. La question de savoir si des éléments de ce dernier feuillet peuvent se transformer directement en fibres musculaires, n'est pas tranchée.

b) Genèse et différenciation des myofibrilles.

Toutes les cellules du myotome renferment des chondriosomes qui proviennent des chondriosomes des stades antérieurs. Dans les cellules de la lamelle externe, ils sont généralement assez courts, épais et souvent creux. Dans les cellules de la lamelle interne en voie de se transformer en myoblastes, ils s'allongent en même temps que la cellule, s'étirent et s'amincissent: comme cet étirement n'est pas régulier, les chondriosomes présentent souvent à ce stade un aspect variqueux reconnaissable dans la figure 12 et mieux encore dans le myoblaste isolé représenté figure 13 à un assez fort grossissement. Dans ce myoblaste, on voit en outre une certaine quantité d'éléments plus courts et plus épais, c.-à.-d. de chondriosomes ayant conservé leurs caractères primitifs, groupés aux pôles du noyau. L'étude minutieuse de ces premiers stades m'amène à conclure que c'est par allongement de ces chondriosomes et non par fusionnement bout à bout, comme je l'avais admis d'abord (09), que se forment les longs filaments, premières ébauches des myofibrilles.

Aux stades ultérieurs, nous voyons tout d'abord ces chondriosomes s'allonger davantage, en même temps que le myoblaste lui-même; les figures 13 et 15 nous montrent des filaments de longueur très différente. Ils finissent par s'étendre d'une extrémité à l'autre du myoblaste et par conséquent du myotome. Celui-ci est à un stade de son évolution, qui coïncide le plus souvent avec la disparition

---

[1]) Il ne s'agit bien entendu ici que des muscles du tronc, les seuls qui aient fait l'objet de ces observations.

de la lamelle externe, sillonné par un grand nombre de longues fibrilles d'aspect homogène, dont le trajet est légèrement onduleux (fig. 16): ces ondulations sont peut-être le résultat d'une rétraction due aux réactifs. En étudiant les coupes transversales, on constate que chaque myoblaste renferme un nombre de fibrilles assez variable et qui augmente avec l'âge: ces fibrilles se disposent en un point quelconque du myoblaste et ne sont pas localisées au début dans la partie basale de l'élément musculaire, comme c'est le cas chez les vertébrés inférieurs d'après Maurer. En raison même de la forme du myoblaste, les extrémités des fibrilles convergent légèrement.

Les figures 14, 15 et 16 montrent qu'indépendamment de ces fibrilles homogènes, chaque myoblaste renferme encore un nombre variable de chondriosomes groupés autour du noyau: ces éléments constituent une réserve, constamment renouvelée et constamment utilisée pour la formation de nouvelles fibrilles.

La première différenciation des fibrilles homogènes n'apparaît généralement qu'au stade de la disparition de la métamérie. Il arrive cependant que l'on trouve déjà très tôt des fibrilles plus développées et je possède un embryon de 87 heures dont les myotomes antérieurs, encore parfaitement individualisés, renferment déjà des fibrilles complètement différenciées. Quoi qu'il en soit, le prolongement myoblastique qui franchit le dissépiment et passe dans le myotome voisin ne renferme généralement qu'une ou deux fibrilles au stade homogène: je n'ai jamais observé que ces fibrilles fussent renflées à leurs extrémités, ou pénicillées, comme le décrivent Godlewsky et Mlodowska.

Au stade de la fibrille homogène succède celui de la fibrille moniliforme. Il apparaît sur le trajet de la fibrille une première série de petits renflements, à des distances rigoureusement égales et correspondant sensiblement à l'intervalle qui sépare deux segments de la fibrille adulte; colorés par la méthode de Benda, ils conservent la teinte violette des chondriosomes, tandis que le filament qui les réunit prend maintenant une coloration intermédiaire entre le violet et le brun de l'alizarine (fig. 21). Entre ces premiers éléments qui augmentent assez rapidement de volume, se forment bientôt de nouveaux renflements, placés exactement à mi-distance entre les précédents: ce second stade est représenté figure 22. Ces granulations se colorent également en violet, tandis que la substance intermédiaire, la future substance isotrope, devient de moins en moins colorable par les réactifs employés.

Les modifications ultérieures consistent surtout dans un accroissement inégal et un changement de forme des éléments déjà différenciés (fig. 23). Des deux granulations décrites, l'une s'allonge parallèlement au grand axe de la fibrille et se transforme en un petit bâtonnet, le disque Q, qui ne tarde pas à prendre les caractères qu'il présente dans la fibrille définitive; la seconde n'augmente que très peu de volume et s'aplatit légèrement en sens inverse de la précédente: elle forme le disque intermédiaire, l'élément Z. Une étude insuffisamment approfondie du développement de la myofibrille m'avait amené à conclure (09) que la première granulation formée correspond au disque d'Amici; je crois au contraire maintenant que c'est le disque Q qui se forme le premier. Fait essentiel: le disque intermédiaire apparaît très peu de temps après le disque anisotrope, et l'un comme l'autre sont le produit de la différenciation de la substance de la fibrille homogène.

L'existence précoce de Z, que nous retrouverons également dans les tous premiers stades du développement des myofibrilles cardiaques, a d'une façon générale été méconnue par les auteurs. Il n'est figuré par Godlewsky (02) qu' à une époque tardive du développement des muscles volontaires. Marceau (02) trouve, dans le cœur, des fibrilles formées de bâtonnets alternativement sombres et clairs et admet qu'à ce stade le disque intermédiaire n'est pas encore formé: d'après mes observations, il serait décoloré[1]. La même explication s'applique aux résultats de Schlater qui n'a pas vu l'élément Z à 7 jours $^1/_2$ dans les muscles volontaires du poulet (05), ni même à 17 jours dans le muscle cardiaque (fig. 6, pl. IV, 07). Mlodowska (08) ne le dessine pas non plus dans ses figures, qui représentent pourtant des stades avancés du développement. Enfin Schockaert (08) paraît, d'après son schéma du développement des myofibrilles (figure 25) verser dans la même erreur que Marceau. Seuls deux auteurs à ma connaissance ont reconnu la différenciation précoce de la strie d'Amici: ce sont Nasse (82) qui voit Z apparaître en même temps que Q dans le développement embryonnaire [cité d'après Prenant (05)], et Heidenhain (99), qui figure dans le myocarde d'un embryon de canard de 3 jours des fibrilles complètement différenciées. Cette image, que Schlater (07) considère comme schématique, parce qu'il n' en a

---

[1] Dans les préparations faites à l'hématoxyline ferrique, l'élément Z se décolore très facilement. Cette propriété, déjà signalée par Heidenhain (01), explique les résultats négatifs des recherches de tant d'auteurs.

pas trouvé de semblables dans son matériel d'embryons de poulet, correspond au contraire parfaitement à ce que l'on trouve chez cette espèce dès la 55e heure de l'incubation.

Revenons un instant sur la constitution de la fibre musculaire embryonnaire. L'axe de la fibre est occupé par les noyaux, produits de la division amitotique du noyau unique du myoblaste, par du protoplasme d'aspect homogène et par des chondriosomes groupés aux pôles des noyaux. A la périphérie se disposent les fibrilles différenciées ou en voie de différenciation, dont les plus avancées s'étendent d'une extrémité à l'autre de la fibre, en une couche d'abord unique: le nombre de couches augmente ensuite progressivement. Les myofibrilles ne forment par conséquent pas des groupes constants de quatre éléments, comme le décrit Schlater (05) ni leurs disques anisotropes des »tétrades« suivant l'expression, peu heureuse d'ailleurs, empruntée par cet auteur à Kornilowitsch (03: cité d'après Schlater).

Un point mérite d'être signalé tout particulièrement: les myofibrilles ne sont pas unies entre elles au niveau du disque intermédiaire; il n'y a par conséquent pas dans la fibre musculaire embryonnaire, de strie Z continue, de membrane de Krause divisant la fibre en une série de segments, comme c'est le cas dans le muscle adulte. L'étude du développement démontre que la membrane de Krause se compose en réalite de deux catégories d'éléments: d'une part, des disques Z qui font partie intégrale de la fibrille et proviennent de la différenciation d'un chondriosome; d'autre part, de ponts d'union qui sont un produit de différenciation du sarcoplasme. Heidenhain (99 et 01) en étudiant le muscle adulte était arrivé à la même conclusion: ses images (01, fig. 4, n° 6) de fibrilles colorées par l'hématoxyline au vanadium, montrent une différence morphologique très nette entre les disques Z et les éléments qui les réunissent dans le sens transversal.

Si nous examinons une coupe longitudinale d'un embryon de plus de 6 jours, nous y trouvons tous les stades du développement des myofibrilles. D'une façon générale dans une fibre déterminée toutes les fibrilles sont au même stade, homogène (fig. 20), moniliforme (fig. 22) ou plus avancé. Des images très intéressantes sont celles où plusieurs stades sont mêlés dans une même fibre: j'en ai représenté une dans ma communication préliminaire (09, fig. 3) et la

figure 23 du présent travail en est un autre exemple. On peut avoir sous les yeux dans ces cas toute une série de transitions entre les chondriosomes placés dans l'axe de la fibre et les fibrilles définitives: ces images démontrent que les chondriosomes interviennent encore dans la formation de nouvelles fibrilles.

La littérature concernant l'origine et la différenciation des myofibrilles sera résumée plus loin après l'exposé du développement histogénétique du myocarde. Quelques mots maintenant sur la structure du muscle adulte.

J'ai déjà signalé plus haut le changement de colorabilité des myofibrilles qui ne prennent plus maintenant la teinte violette des chondriosomes, mais une teinte brunâtre: cette différence est cependant trop marquée dans la figure 24.

Les fibrilles définitives se présentent chez l'adulte comme du reste chez l'embryon, sous des aspects qui varient avec leur degré de contraction et l'intensité de la décoloration quand on a employé l'hématoxyline ferrique. Dans les fibrilles à l'état de relâchement, Q apparaît soit sous la forme d'un bâtonnet cylindrique, soit sous celle de deux granulations séparées par une bande claire, soit sous des formes de transition entre celles-ci (biscuit, haltère). Je n'ai pas constaté l'existence de la membrane M admise par Heidenhain (99, 2), mais je me hâte d'ajouter que je n'ai pas employé l'hématoxyline au vanadium recommandée par cet auteur.

J'ai déjà insisté plus haut sur la facilité avec laquelle Z se décolore; quand on a poussé la différenciation assez loin pour transformer le disque Q en deux granulations superposées, Z est complètement décoloré (cf. Heidenhain, 01). Dans des préparations moins différenciées, la strie d'Amici, la membrane de Krause se présente avec une netteté remarquable. L'existence de cette membrane, contestée par Rollett, Kölliker et Retzius (91), me paraît absolument certaine: les faits que j'ai exposés plus haut montrent que son existence n'est nullement en contradiction avec la théorie de la constitution fibrillaire du muscle strié.

Examinée à l'état de contraction, la fibrille nous montre une alternance régulière de disques sombres et clairs, ces derniers renfermant un élément assez faiblement coloré. Les disques sombres correspondent d'après les travaux de Merkel (73, 81), Frédéricq (76), Tourneux (92), Marceau (02. 2) à la strie intermédiaire: ils sont plus épais que le disque intermédiaire de la fibrille à l'état de repos

et séparés par des intervalles plus courts. C'est le stade dit de l'inversion de la striation: les images d'ondes de contraction que j'ai observées me permettent de me rallier à la théorie de Merkel, confirmée par les trois autres auteurs précités, avec cette différence que je n'ai vu ni le stade homogène de Merkel et Frédéricq, qui n'est du reste admis ni par Tourneux ni par Marceau, ni le stade de contraction complète de ce dernier auteur, stade auquel les fibrilles ne sont formées que par des éléments alternativement clairs et sombres. Les fibrilles contractées m'ont toujours montré deux ordres de disques colorés.

Je n'insisterai pas ici sur les théories de la contraction émises par Münch (03) et Schlater (05): leur manque de fondement apparaîtra suffisamment quand j'exposerai l'opinion de ces auteurs sur la structure du muscle.

Dans le sarcoplasme, on trouve en assez grande abondance chez le poulet des granulations ou de courts bâtonnets, colorés en violet foncé par la méthode de Benda (fig. 24): ces éléments sont accumulés autour des noyaux et forment des trainées entre les fibrilles. Leur disposition n'a rien de régulier. Ils correspondent selon toute vraisemblance aux grains qui ont été découverts par Henle (41), décrits ensuite par Kölliker (68) sous le nom de »interstitielle Körner«, figurés par Altmann (90) et signalés par un grand nombre d'auteurs: ce sont les sarcosomes de Retzius (90), variété des plasmasomes d'Arnold (98, 00, 09. 1 et 2), les sarkoplasma — ou Q-Körner de Holmgren (07, 08), les mitochondries mises en évidence par Benda (99. 1) et Regaud (09) dans les fibres musculaires. Tous les auteurs sont d'accord pour y voir des éléments distincts des globules de graisse que l'on trouve parfois dans le sarcoplasme. Münch (03) a montré qu'ils ne sont pas un produit de l'activité du muscle, car on les trouve chez les insectes après le repos hivernal.

Retzius (90) a décrit une disposition très particulière des sarcosomes chez les coléoptères, où ils se disposent régulièrement de chaque côté du disque intermédiaire et en imposent pour une strie accessoire, la strie N. Son opinion sur la valeur de ces grains est très intéressante: »Offenbar stellen die Sarkosomen, gleich den Muskelfibrillen, spezifisch modifizierte Bestandteile oder Entwicklungsprodukte des ursprünglichen Zellenprotoplasmas der Muskelzellen dar.«

Pour Arnold (98 et 09. 1 et 2), les sarcosomes sont les plasmosomes de la cellule musculaire: ils interviennent dans l'élaboration

du glycogène. Cette substance de réserve est généralement accumulée dans le disque isotrope, autour de Z: disposition à rapprocher de celle signalée par Retzius.

Benda (99. 1) et Regaud (09) attribuent aux sarcosomes la valeur d'éléments mitochondriaux et le premier de ces auteurs leur fait jouer un rôle dans la formation des myofibrilles. Je ne puis admettre, comme on le verra plus loin, la description que donne Benda de la fibrillogenèse. Mais je suis par contre d'accord avec lui, comme avec Regaud, sur la valeur mitochondriale des sarcosomes[1]. Ceux-ci sont des chondriosomes qui n'ont pas trouvé leur emploi dans la formation des myofibrilles: ils représentent un reste du chondriome de la cellule embryonnaire. Cette conception me permet également de souscrire à l'opinion d'Arnold, pour des motifs qui ressortiront de la partie théorique.

Holmgren (07. 1 et 2, 08) a publié récemment des observations très intéressantes sur les grains interstitiels. Il en distingue deux catégories: dans les muscles à contraction continue et intensive, comme le muscle cardiaque, les muscles des ailes des insectes, les »Sarkoplasma-Körner« volumineux se disposent dans la fibre au repos entre les »Säulchen« et forment des bandes transversales régulières à la hauteur de Q: ce sont les »Q-Körner«. Dans les muscles du squelette, on les trouve au contraire à la hauteur du disque isotrope: Holmgren les appelle des »J-Körner«, moins abondants et moins réguliers que les Q-Körner. Cette distinction est purement morphologique: le rôle physiologique des Q-Körner et des J-Körner est identique.

Pour déterminer ce rôle, Holmgren s'est adressé aux muscles des ailes des névroptères. A l'état de repos complet (stade 1 de Holmgren), les »Säulchen« apparaissent homogènes; elles sont séparées par les Q-Körner disposées en séries régulières. Lorsque le muscle entre en activité, on constate en même temps qu'une décoloration des Q-Körner, une plus grande colorabilité de la fibrille au niveau correspondant: d'où l'apparition de la strie Q. Le retour

---

[1] Dans le compte rendu des démonstrations spéciales faites au Congrès des Anatomistes, à Nancy, on lit à propos de la démonstration de Regaud et Favre (p. 298): »Les formations mitochondriales sont donc, dans les fibres musculaires striées, représentées non pas par la substance contractile, mais par des éléments intercolumnaires«. L'inexactitude, partielle tout au moins, de cette manière de voir résulte clairement des observations exposées ci-dessus sur la genèse des myofibrilles.

au stade 1 s'effectue quand la fibrille rentre à l'état de repos. On a l'impression, et c'est la conclusion à laquelle arrive HOLMGREN, »daß die Q-Körner eine gewisse färbbare Materie der Säulchen überliefern (08. p. 302).« La valeur de ces échanges serait très considérable, car il s'agit d'une substance »die für die Funktion der Muskelfasern unumgänglich ist (ibid.)«. HOLMGREN appuie encore sa manière de voir sur la diminution du nombre des grains interstitiels dans les muscles d'insectes épuisés de fatigue.

Il faut d'abord se demander à quoi correspondent les »Sarkoplasmakörner« de HOLMGREN. La réponse est aisée: il ne peut y avoir de doute sur leur identité avec les »interstitielle Körner« de KOELLIKER, avec lesquels ils présentent les plus grandes analogies notamment les prolongements aliformes décrits par KOELLIKER et considérés par HOLMGREN comme caractéristiques de l'état de contraction du muscle. Ces grains sont par conséquent aussi les homologues des plasmosomes d'ARNOLD et de RETZIUS, des mitochondries de BENDA et de REGAUD et de mes chondriosomes: ce qui contribue à l'établir, c'est leur colorabilité élective par la méthode de BENDA ou par l'hématoxyline ferrique après la fixation par le liquide de FLEMMING, un mélange de bichromate de potassium et d'acide osmique, le liquide de JOHNSON, etc. (cf. HOLMGREN 08. p. 290—291).

Les observations de HOLMGREN me paraissent montrer d'une façon indéniable l'existence d'échanges importants entre les grains interstitiels et la substance contractile; elles sont du reste à rapprocher de celles d'ARNOLD sur le rôle des sarcosomes dans la formation du glycogène. Je rappelle qu'ARNOLD a signalé aussi la présence de grains dans le disque isotrope des muscles du squelette (J-Körner de HOLMGREN, strie N de RETZIUS). Quant à la disposition si régulière des sarcosomes signalée par HOLMGREN, elle est vraisemblablement spéciale au groupe étudié par cet auteur.

En ce qui concerne enfin la structure des »Säulchen« c. à. d. des fibrilles, HOLMGREN les décrit et les figure au stade 1 du repos complet comme peu colorables et complètement homogènes. Il ne ressort cependant pas clairement du texte de ses deux derniers travaux (07. 2, 08) si HOLMGREN ne voit dans cette absence de structure qu'une apparence, ou s'il considère réellement l'apparition du disque Q comme un phénomène passager, en rapport avec la contraction. Cette dernière opinion, qui paraît bien être celle de HOLMGREN, est à rapprocher de la théorie ancienne de WAGENER (80, 82) et de celle

d'Eimer (92), qui ne voit aussi dans la striation transversale que le résultat du fonctionnement du muscle: chez les mouches au sortir du sommeil hivernal, les muscles ne présentent pas de striation. On pourrait peut-être admettre que les fibrilles d'Eimer sont des fibrilles embryonnaires au stade homogène: cette opinion ne peut être soutenue pour la fibrille au stade 1 d'Holmgren. Je considère pour ma part, en me basant sur mes observations sur le développement, que l'état homogène est un état purement embryonnaire et transitoire: la différenciation ultérieure en disque isotrope, disque anisotrope et strie Z est définitive dans le muscle au repos et susceptible seulement des modifications indiquées plus haut au moment de la contraction[1]).

2. Tissu musculaire du cœur.

a) Histogenèse du myocarde.

Une coupe transversale passant par la région du cœur d'un embryon de 11—12 somites nous montre les ébauches de l'endocarde non encore fusionnées en un tube unique et revêtues de la splanchnopleure (fig. 5). Seule l'étude du développement histogénétique de cette membrane, qui va former le feuillet myocardique, rentre dans le cadre de ce travail.

Au stade très précoce qui nous occupe, la splanchnopleure est formée de cellules cubiques disposées généralement en une seule assise. Ces cellules sont parfaitement délimitées et se multiplient activement par karyokinèse typique. Elles ne sont pas exactement juxtaposées: déjà à ce stade la paroi splanchnopleurale du cœur n'est pas un feuillet continu, mais un feuillet qui présente des lacunes.

A un stade plus avancé, le nombre et les dimensions de ces lacunes ont beaucoup augmenté. Les cellules, qui sont maintenant disposées en plusieurs couches, ont une forme irrégulière ou étoilée et s'anastomosent par leurs prolongements. L'ensemble constitue un vaste réseau protoplasmique dans lequel il n'y a plus traces de limites cellulaires (fig. 25).

---

1) Je ferai remarquer que Holmgren (08) représente Z tantôt comme un épaississement de la membrane de Krause au point où elle rencontre une fibrille (stade 1) tantôt comme un épaississement de la fibrille elle-même (stade 2, figures 4 et 5), et ne donne aucune indication sur son origine: l'étude histogénétique de la fibrille nous a montré que Z est un produit de différenciation de la même substance que Q.

La nature syncytiale du myocarde a été reconnue il y a longtemps déjà et notamment par Frédéricq (75). Elle est admise aujourd'hui par la majorité des auteurs. Heidenhain (99. 1) dans la figure qu'il donne de la paroi du cœur d'un embryon de canard n'indique pas de limites cellulaires. Godlewsky (02) admet que les myoblastes sont d'abord indépendants: mes observations ne sont cependant pas entièrement d'accord avec les siennes, car il considère les myoblastes étoilés comme des éléments distincts, se fusionnant ensuite par disparition progressive des espaces intercellulaires en une masse protoplasmique multinucléée; le stade syncytial est par conséquent pour lui plus tardif que pour moi. Marceau (03) tombe à mon avis dans l'excès opposé quand il admet que la paroi myocardique est un plasmodium: elle présente au début des éléments parfaitement individualisés.

Schockaert (08) a émis récemment une opinion différente. Pour cet auteur, il n'y aurait pas de syncytium myocardique: les limites cellulaires, le plus souvent peu nettes, deviendraient très distinctes quand un noyau entre en division. Après la disparition de la membrane nucléaire, la membrane cellulaire devient visible et persiste un certain temps autour des cellules filles; sur le trajet de chaque filament achromatique du fuseau se forme un épaississement: l'ensemble constitue un corpuscule intermédiaire de Flemming. C'est en se basant sur ces observations que Schockaert croit pouvoir rejeter l'opinion de Godlewsky et de Marceau.

Je voudrais tout d'abord faire remarquer qu'au stade où le myocarde est formé de cellules étoilées anastomosées par leurs prolongements (fig. 25, figures 53 et 55 de Schockaert), il est aussi impossible d'assigner des limites à ces éléments, que de distinguer des territoires cellulaires dans les couches endothélioïdes du tissu propre de la cornée par exemple. En ce qui concerne les observations de Schockaert sur la mitose, elles ne me paraissent nullement démontrer l'existence de cellules individualisées dans le myocarde. Il est vrai que lorsqu'un noyau entre en division, la couche protoplasmique qui l'entoure prend un aspect plus clair et se délimite ainsi plus ou moins nettement vis-à-vis du restant du syncytium myocardique: on ne peut cependant à mon avis interpréter cette disposition comme l'image d'une membrane cellulaire. L'existence de renflements sur le trajet des filaments achromatiques n'est pas plus concluante: on peut en trouver même dans les cas où la mitose n'aboutit pas à la formation de deux cellules distinctes, par exemple dans la formation des

globules polaires chez l'abeille d'après PETRUNKEWITSCH (01). Enfin, il est une cause d'erreur que je veux signaler: il n'est pas toujours facile de déterminer sur des coupes tangentielles de la paroi cardiaque à quel feuillet on a affaire: ce que SCHOCKAERT prend pour des éléments myocardiques pourrait bien appartenir à une autre couche, à l'endocarde par exemple.

Malgré l'opinion contraire de SCHOCKAERT, j'admets donc comme GODLEWSKY et MARCEAU, la nature syncytiale du myocarde. Je ne m'étendrai pas sur la différenciation ultérieure et la formation des travées, qui présentent la même structure que le restant de la paroi (fig. 26).

b) Genèse et différenciation des myofibrilles.

L'étude de la genèse de myofibrilles cardiaques ne nous arrêtera pas longtemps: leur origine et le processus de différenciation sont exactement les mêmes que dans les muscles volontaires.

La connaissance préalable de ces phénomènes dans les muscles du squelette rend l'étude histogénétique de la myofibrille cardiaque beaucoup plus aisée. Dès le début du second jour en effet, c.-à-d. plus tôt que ne le pense la majorité des auteurs, on trouve dans le myocarde des fibrilles complètement différenciées et un mélange de tous les stades. La sériation de ceux-ci est donc artificielle et risque d'être inexacte; dans les muscles volontaires au contraire, l'étude du développement lui donne une base précise. On trouve par exemple des embryons dans lesquels les myoblastes ne renferment que des fibrilles homogènes et des chondriosomes, sauf dans les myotomes antérieurs où l'on a des fibrilles moniliformes, soit exclusivement du premier, soit des deux types décrits plus haut: il va de soi que ces fibrilles représentent le premier stade de différenciation de la fibrille homogène.

Les cellules de la paroi splanchnopleurale du cœur renferment au stade représenté figure 5, de nombreux chondriosomes filamenteux groupés en un ou plusieurs amas serrés au voisinage du noyau. La première différenciation consiste dans l'étirement et l'allongement considérable d'un de ces filaments: c'est le stade de la fibrille homogène. Celle-ci se transforme ensuite, exactement comme dans les muscles volontaires, en une fibrille moniliforme par apparition successive de deux séries de renflements. Les premiers forment le disque anisotrope, les seconds l'élément Z: la différenciation de ce dernier est par conséquent ici aussi très précoce, et à peine postérieure à celle de Q.

Toutes ces formes de fibrilles se retrouvent côte à côte dans le syncytium myoblastique: la figure 25 nous en montre une série de types. Il m'a paru inutile de multiplier les figures, l'analogie avec la genèse des fibrilles dans les muscles volontaires étant suffisamment claire. Dans la travée dessinée figure 26, les fibrilles définitives nous montrent les différents aspects sous lesquels se présente le disque anisotrope: soit sous forme de deux granulations superposées, soit sous celle d'un bâtonnet plus ou moins étranglé au milieu. On y voit aussi une disposition très fréquente dans le myocarde embryonnaire, constante d'après Schlater (07): le groupement des myofibrilles par deux. Le nombre des fibrilles complètement différenciées augmente rapidement avec l'âge de l'embryon.

Comme dans les fibres musculaires embryonnaires du système volontaire, il persiste de nombreux chondriosomes dans leur état primitif, qui trouvent peu à peu leur emploi dans la formation de nouvelles myofibrilles. Je n'ai malheureusement pas de préparations du myocarde adulte: Arnold (09. 2) y a décrit des plasmosomes, Holmgren (07. 2, 08) des »Sarkoplasmakörner« (Q-Körner). Il est probable que ces éléments sont ici aussi un reste des chondriosomes du myocarde embryonnaire.

Deux opinions principales ont été émises sur l'origine des myofibrilles. Les auteurs anciens, et plus récemment Godlewsky (02) et Mlodowska (08), considèrent les myofibrilles comme un produit de la différenciation du protoplasme des myoblastes: Wagener (80) et Rabl (89, 92) décrivent ce protoplasme comme primitivement homogène; Godlewsky et Mlodowska pensent »daß das Plasma der Myoblasten seit den ersten Stadien der Differenzierung ein feinkörniges Aussehen besitzt (Mlodowska, loc. cit. p. 158).«

Un second groupe d'auteurs ne voit dans les myofibrilles qu'un produit de différenciation, soit de la structure protoplasmique générale, soit d'un élément constant de toute cellule. Ainsi d'une part Bütschli et Schewiakoff (91) considèrent la structure fibrillaire du muscle comme le résultat de la différenciation dans le sens longitudinal de la charpente alvéolaire du protoplasme; Mac Callum (97, 98) écrit: »The earliest stages in the development shows an irregular network in the cell protoplasm with no fibril bundles. This network tends to become more and more regular until the meshes are of the form of large discs. Some of these break up into the smaller ones, and in the nodal points of the network there is an accumulation or differen-

tiation of the substance giving rise to longitudinally disposed masses. These become what in the adult are known as fibril bundles (08. p. 209)«; BARDEEN (00) se rallie à l'avis de MAC CALLUM; PRENANT (03, 04, 05) partage cette manière de voir; WIEMAN (07) paraît avoir une opinion analogue.

D'autre part, BENDA (99. 1) et MEVES (07. 2) qui considèrent tous deux les chondriosomes (Mitochondrien de BENDA) comme un élément constant de la cellule, leur attribuent un rôle dans la formation des myofibrilles. Tandis que BENDA, qui a trouvé des mitochondries dans le sarcoplasme des muscles de la queue chez le têtard de grenouille, croit qu'elles forment exclusivement le disque anisotrope, MEVES se basant sur l'observation des cellules embryonnaires admet au contraire »daß die ganzen Fibrillen, nicht nur ihre Querglieder aus den Fäden (Chondriokonten) hervorgehen (07. p. 402).«

SCHOCKAERT (08) conclut de ses recherches que »les myofibrilles apparaissent à l'intérieur des myoblastes, aux dépens des éléments mitochondriaux (p. 354)«. Cette affirmation si catégorique à laquelle je souscris du reste volontiers, me paraît en contradiction avec ce que l'auteur écrit page 308 de son travail: »Il nous semble que le processus indiqué par MEVES se rapproche de ce qui se passe en réalité. Nous estimons toutefois que les petits filaments — chondriokontes de MEVES — n' existent pas toujours à l'état primordial dans le cytoplasme du myoblaste, etc.« SCHOCKAERT ne signale du reste pas la présence de chondriosomes dans les autres cellules embryonnaires; elle voit au début dans les myoblastes des granulations, et non pas des filaments: de ces faits, comme du peu de netteté de ses figures 50 et 51 empruntées à des embryons fixés par la méthode de BENDA, je crois pouvoir conclure que SCHOCKAERT n'a vu que des images insuffisamment conservées des premiers stades de la fibrillogenèse et n'a pas pu reconnaître d'une façon positive l'origine mitochondriale des myofibrilles.

En ce qui concerne le processus de différenciation des myofibrilles, GODLEWSKY (02), SCHOCKAERT et MLODOWSKA (08), qui admettent tous trois que la première ébauche de celles-ci est granuleuse, sont aussi d'accord sur l'existence de fibrilles homogènes provenant d'un fusionnement, apparent tout au moins, des granulations. Pour MARCEAU (03) »les plus fines fibrilles sont formées par une sorte de filament très grêle, colorable en rouge par l'éosine (p. 328).« Un stade ultérieur caractérisé par la différenciation de granulations

colorables par l'hématoxyline ferrique au sein de la fibrille homogène a été reconnu par GODLEWSKY, MARCEAU et SCHOCKAERT. GODLEWSKY représente ces granulations extrêmement rapprochées: ses figures me paraissent correspondre aux fibrilles moniliformes du second type. MARCEAU les voit se grouper par deux et former le disque anisotrope: »chaque bâtonnet ou disque épais proviendrait d'une granulation-mère divisée, mais dont les filles après accroissement seraient arrivées presqu'en contact (p. 328).«

En réalité, aucun auteur n'a suivi d'une façon exacte le sort des granulations de la fibrille moniliforme: et c'est pourquoi ni GODLEWSKY, ni MARCEAU, ni SCHOCKAERT, ni MLODOWSKA n'ont reconnu la différenciation précoce de l'élément Z. Tous font passer la myofibrille par un stade où elle est constituée exclusivement de disques sombres et clairs alternants.

Figure J.

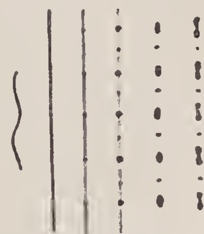


Schéma de a différenciation d'un chondriosome en myofibrille.

Mes observations montrent que la première ébauche de l'élément contractile se présente dans les myoblastes, non pas sous la forme de granulations comme le pensent GODLEWSKY, MLODOWSKA et SCHOCKAERT, mais, comme le décrivent MARCEAU et MEVES, sous la forme de filaments. Ces filaments s'allongent ensuite considérablement: d'accord en cela avec les auteurs précités (sauf MARCEAU) et avec MEVES, j'admets que tous les éléments de la fibrille définitive, disque isotrope, disque anisotrope et élément Z sont des produits de différenciation de la substance de la fibrille homogène. Je suis par conséquent en désaccord avec BENDA, qui n'attribue la nature mitochondriale qu'au disque anisotrope, et avec MARCEAU (02. 1), qui ne paraît pas convaincu de l'origine commune de ce disque et de l'élément Z. Quant à la nature de la première ébauche de l'élément contractile, mes observations sont une confirmation de l'idée exprimée par MEVES: les myofibrilles se forment, aussi bien dans les muscles volontaires que dans le muscle cardiaque, aux dépens d'éléments présents dans toutes les cellules embryonnaires et possédant au début des caractères communs: les chondriosomes. Chaque myofibrille n'est qu'un chondriosome filamenteux modifié (V. le schéma ci-contre: fig. J.).

La multiplication des myofibrilles par division longitudinale a été admise pour la première fois par Heidenhain (94) et quelques mois plus tard par Maurer (94). Le premier de ces auteurs en a donné des images en 1899 (1), dans cette coupe tangentielle de la paroi cardiaque d'un embryon de canard déjà mentionnée plusieurs fois. Ce processus a été admis ensuite par un grand nombre d'auteurs, notamment Apathy, Godlewsky (02), Marceau (02. 1, 03) Schlater (05, 07), Mlodowska (08) et Schockaert (08). Seul K. Schneider (02) en conteste l'existence.

Considérant les chondriosomes comme des éléments constituants de la cellule vivante, capables par conséquent d'assimiler, de s'accroître et de se multiplier, je ne puis refuser les mêmes propriétés aux myofibrilles qui en proviennent; la multiplication de celles-ci par division longitudinale me paraît a priori un phénomène absolument plausible. Je dois ajouter cependant que j'ai cherché vainement dans les fibres embryonnaires du système volontaire des images de division; le calibre des myofibrilles est toujours très sensiblement égal. Ce résultat me paraît d'ailleurs s'expliquer très aisément puisqu'on assiste encore au dernier stade étudié (9 jours $^1/_2$) à la transformation de chondriosomes en myofibrilles. Le processus de la division longitudinale n'intervient sans doute que plus tard, après diminution de la réserve des chondriosomes ou mieux de leur activité fibrillogène.

Par contre dans le myocarde, les images de division dichotomique sont fréquentes, et c'est d'ailleurs dans ce tissu qu'elles ont été signalées par la majorité des auteurs. La multiplication des fibrilles est ici le résultat non seulement d'une différenciation continuelle de chondriosomes en myofibrilles, mais encore de la division longitudinale de fibrilles déjà différenciées. La raison de cette différence entre le myocarde et les muscles du squelette n'est pas claire: elle correspond peut-être à un besoin physiologique, en rapport avec le développement rapide et le fonctionnement intensif du muscle cardiaque dès les premiers jours du développement.

V. Partie théorique.

1. Considérations générales sur les chondriosomes.

Dans ce chapitre, nous examinerons brièvement en premier lieu quelle est la nature des chondriosomes: sont-ils d'origine nucléaire ou représentent-ils une partie du cytoplasme? Nous rechercherons

ensuite quelle place il faut leur assigner parmi les nombreux éléments différenciés de la cellule: à cette question se rattache celle très importante de l'homologie des chondriosomes des cellules embryonnaires et des éléments mitochondriaux des cellules sexuelles.

On sait que GOLDSCHMIDT (04) a décrit dans les cellules de différents tissus de deux espèces d'Ascaris des éléments filamenteux, qu'il désigne par analogie avec les chromidies des protozoaires sous le nom de »Chromidialstränge« ou de »Chromidialapparat«. Le développement de ces éléments est très variable et en rapport avec l'état fonctionnel de la cellule: dans des cellules musculaires d'Ascaris tétanisés par exemple, leur nombre augmente considérablement. Les »Chromidialstränge« de GOLDSCHMIDT, qui manquent d'ailleurs complètement dans certains cas, présentent des réactions colorantes analogues à celles de la chromatine: ils seraient formés de particules chromatiques expulsées du noyau. GOLDSCHMIDT croit pouvoir attribuer la même origine aux éléments divers décrits sous le nom de Dotterkern, d'ergastoplasme, d'archiplasme, de mitochondries, etc., et les assimile au »Chromidialapparat« des cellules en fonctionnement intensif de l'Ascaris. Sur ce rapprochement, il base la théorie suivante: toute cellule renferme deux noyaux, ou plus exactement deux espèces de chromatine, de la trophochromatine et de l'idiochromatine. Ces deux substances sont généralement réunies dans un amphinucleus, mais peuvent être séparés dans certaines circonstances d'une façon plus ou moins complète. Les chromidies des protozoaires, les mitochondries des cellules sexuelles des métazoaires représentent la trophochromatine dans son état le plus pur.

Je ferai remarquer tout d'abord que pas plus que SJÖVALL (06. 2) et VEJDOVSKY (07), je ne suis convaincu par la description et les figures de GOLDSCHMIDT de l'origine nucléaire de ses »Chromidialstränge«. Mais la première question qui se pose est celle de savoir ce que sont ces éléments. Leur identité avec les mitochondries des cellules sexuelles n'est nullement démontrée et n'est admise par GOLDSCHMIDT que d'une façon tout à fait hypothétique; je vois pour ma part plusieurs raisons pour la rejeter, raisons qui m'empêchent également de les considérer comme homologues des chondriosomes des cellules embryonnaires. Ce serait tout d'abord leur origine nucléaire, si celle-ci était démontrée; ce sont ensuite leurs réactions colorantes analogues à celles de la chromatine: ces deux points seront repris dans un instant. C'est également leur inconstance: les mitochondries sont des éléments présents dans toutes les cellules sexuelles, les chondriosomes

ne manquent dans les cellules d'aucun feuillet embryonnaire. Je rappelle encore les observations d'Holmgren (07. 1 et 2, 08) sur les »Sarkoplasmakörner«, qui sont selon toute vraisemblance comme nous l'avons vu, des éléments chondriosomaux: ces observations sont en contradiction avec celles de Goldschmidt sur le Chromidialapparat des cellules musculaires de l'Ascaris. Le fonctionnement intensif de ces cellules amène la production ou détermine un accroissement des Chromidialstränge, tandis qu'au contraire le nombre des Sarkoplasmakörner, éléments constants d'ailleurs, diminue dans les muscles d'insectes épuisés de fatigue. Enfin, un auteur qui s'est beaucoup occupé de l'étude histologique des vers, Vejdovsky (07), s'est élevé très vivement contre l'interprétation de Goldschmidt et considère les Chromidialstränge de cet auteur comme des »stark verletzte und zerrissene Fäden des »normalen« fädigen Gerüstapparates (p. 89)« des grandes cellules des Ascarides.

Après que Goldschmidt eut émis dans le travail que je viens de critiquer, l'hypothèse de l'origine nucléaire des mitochondries des cellules séminales, deux élèves du même laboratoire, Wassilieff et Popoff (07) se sont efforcés d'en fournir la démonstration. J'ai déjà montré dans un travail antérieur (07) que Wassilieff n'y avait pas réussi; il est par conséquent inutile de revenir sur les détails de ses observations. Je me bornerai à rappeler les arguments généraux, déjà formulés par Meves (07. 1), contre l'origine nucléaire des mitochondries des cellules sexuelles.

Remarquons tout d'abord que Goldschmidt, Wassilieff et Popoff paraissent admettre que les mitochondries se forment seulement pendant la période d'accroissement. Or, on trouve des mitochondries abondantes dans les cellules de la période de multiplication et même dans les cellules du testicule encore indifférent, ainsi que me le montrent des préparations de la glande séminale de rats nouveaux-nés: et l'étude des chondriosomes des cellules embryonnaires rend vraisemblable la continuité de ceux-ci et des mitochondries. Si leur nombre augmente pendant la période d'accroissement, ce fait est en rapport avec l'accroissement de toute la cellule pendant cette période; de même leur accumulation à un pôle du noyau ne dépend pas d'une émission de particules chromatiques à ce niveau, mais du groupement habituel des mitochondries autour de l'idiozome et des centrioles, disposition qui n'est d'ailleurs pas constante.

Une autre erreur des auteurs précités est d'attribuer aux mitochondries une colorabilité identique à celle de la chromatine. Or,

la méthode de Benda montre nettement que cette colorabilité est toute différente: les mitochondries prennent une teinte violette caractéristique, tandis que la chromatine se colore dans le ton de l'alizarine.

Enfin, pas plus que Meves (07. 1), je n'ai pu trouver dans mes nombreuses préparations de testicules et d'ovaires de vertébrés et d'invertébrés, de solution de continuité dans la membrane nucléaire, ni de rapports directs entre la chromatine et les mitochondries. Mes propres observations me permettent, non seulement de rejeter les arguments apportés en faveur de l'origine nucléaire des mitochondries, mais encore d'admettre leur nature cytoplasmique.

L'étude des chondriosomes des cellules somatiques conduit aux mêmes conclusions. Je ne suis par conséquent encore une fois pas d'accord avec Goldschmidt et Popoff[1]) lorsqu'ils attribuent une origine nucléaire à certains éléments qui sont incontestablement de nature chondriosomale. Je ne puis davantage souscrire à l'opinion de Reichenow (08), qui décrit l'expulsion hors du noyau de particules chromatiques et la formation de chromidies dans les cellules intestinales des amphibiens anoures. Je connais dans ces cellules un système de filaments colorables en violet foncé par la méthode de Benda, qui sont sans doute les chromidies de Reichenow: rien ne permet d'admettre l'origine nucléaire de ces filaments[2]).

Ces conclusions sur la nature des chondriosomes me font évidemment rejeter la théorie de la dualité chromatique formulée par Goldschmidt, qu'elles privent de tout fondement objectif. Elles rendent également inutile la discussion des diverses opinions des partisans de l'origine nucléaire, qui d'accord sur cette origine, ne s'entendent pas sur la valeur des chondriosomes et les considèrent, soit comme de la trophochromatine (Goldschmidt), soit

---

[1]) Il est remarquable que parmi les préparations de Popoff, seules celles qui ont été traitées par le liquide de Petrunkewitsch, fixateur que mon expérience personnelle me porte à considérer comme très médiocre et doué d'un pouvoir rétractant considérable, montrent des rapports intimes entre les »chromidies« et le contenu du noyau. Ses figures 109 à 113 et 114 à 116 qui reproduisent des préparations à la méthode de Sjövall et à la méthode de Kopsch (02), méthodes que je ne connais pas personnellement, mais qui paraissent convenir pour la mise en évidence des éléments mitochondriaux, ne montrent rien de semblable.

[2]) Soit dit en passant, je ne puis non plus admettre la description que donne Reichenow du processus de régénération de l'épithélium intestinal: les phases les plus intéressantes de ce processus, la formation des cellules géantes [cf. les observations de Reuter (00) et les miennes (05)], lui ont complètement échappé.

comme les produits d'un processus régulateur de la Kernplasmarelation (R. Hertwig), de l'»überflüssiges Chromatin« (Wassilieff). Il est nécessaire par contre de s'élever énergiquement, avec Meves (07. 1), contre l'appellation de chromidies ou tout autre analogue donnée par l'école de Münich aux éléments mitochondriaux: les chromidies des protozoaires, dont la nature nucléaire paraît bien démontrée par leur origine et leur évolution (reconstitution de noyaux aux dépens du chromidialnetz chez Arcella par exemple) ne méritent à aucun titre, dans l'état actuel de nos connaissances, d'être assimilées aux mitochondries des cellules sexuelles ou aux chondriosomes des cellules embryonnaires.

Ce premier point vidé, efforçons-nous de préciser la valeur des chondriosomes et de leur assigner leur place parmi les nombreux éléments différenciés du cytoplasme.

Prenons tout d'abord position vis-à-vis de la théorie de l'ergastoplasme de Prenant. On sait que cet auteur admet l'existence dans la cellule d'une substance analogue au kinoplasme de Strasburger, à l'archoplasme de Boveri, qu'il appelle avec Garnier et Bouin, ergastoplasme ou protoplasme supérieur. L'aspect morphologique de cette substance varie suivant les différentes catégories de cellules et avec leur état fonctionnel. Dans la cellule en repos, l'ergastoplasme se présente sous des formes très diverses et comprend les filaments archiplasmatiques de Hermann, les mitochondries de Benda, l'idiozome de Meves, les filaments que renferment certaines cellules glandulaires, etc. C'est la même substance qui dans la cellule en division forme les irradiations et les fibres du fuseau et joue un rôle important dans le processus de la karyokinèse.

J'ai déjà fait remarquer (07) qu'en admettant même la légitimité de la conception de Prenant, cette définition de l'ergastoplasme ne peut s'appliquer aux mitochondries des cellules sexuelles, pas plus qu'aux chondriosomes des cellules embryonnaires: car, et c'est même là un de leurs caractères les plus remarquables, ils persistent comme tels pendant la karyokinèse à côté de la figure de division et ne présentent avec celle-ci aucun rapport connu de filiation. Quant à la réunion sous une même étiquette de tout ce qui dans la cellule n'est ni noyau, ni protoplasme proprement dit, elle n'est évidemment pas justifiée, bien que faite par beaucoup d'auteurs. Tel par exemple Goldschmidt, qui classe dans son Chromidialapparat des éléments très différents. De même encore Vejdovsky (07) qui

confond les filaments archiplasmatiques et les chondriomites et assigne à ses »Strahlenfiguren« des caractères qui les rapprochent beaucoup plus des premiers que des seconds.

Les récents progrès de la cytologie montrent que tous les éléments différenciés du cytoplasme ne sont nullement homologues, et permettent de distinguer dans la cellule deux grandes catégories de substances. Si nous admettons l'identité des mitochondries et chondriomites des cellules sexuelles et des chondriosomes des cellules embryonnaires, point sur lequel je vais revenir dans un instant, nous placerons dans un premier groupe ces éléments et tous leurs dérivés: c'est à dire non seulement les produits de différenciation des chondriosomes, comme les myofibrilles, mais encore leurs résidus, dont l'importance fonctionelle peut être très variable. Tels sont les grains interstitiels des muscles, les réseaux des cellules ganglionnaires, et d'autres formations dont la valeur, encore inconnue, sera précisée par l'étude histogénétique fine des organes. Dans la même catégorie rentrent d'après les observations de Meves (07. 3 et 08), les filaments des cellules cartilagineuses et d'autres, c.-à-d. la masse filaire de Flemming, ainsi que les granulations d'Altmann et les plasmosomes d'Arnold.

Il existe d'autre part dans la cellule des éléments qui contrairement aux précédents ne sont pas constants, mais représentent une différenciation purement locale, en rapport avec certains besoins particuliers. Tel est par exemple l'idiozome des cellules séminales, dont l'apparition est plus ou moins précoce, et qui peut même manquer: il représente simplement, comme le dit justement Lenhossek, la première ébauche d'un organe spécial du spermatozoïde, le perforatorium. Tels sont encore les filaments »archiplasmatiques« que l'on trouve dans certaines cellules séminales et qui sont, comme l'a montré Benda (01), bien distincts des mitochondries: car ils coexistent avec celles-ci, ne se colorent pas de la même manière, et ne jouent aucun rôle dans l'édification de la pièce intermédiaire du spermatozoïde. Tels sont aussi les spicules décrits par Winiwarter (00) dans les œufs ovariens de mammifères, certains filaments des cellules glandulaires d'après les observations de Regaud et Mawas (09, v. plus bas). Ce second groupe est d'ailleurs purement artificiel, car il renferme tout ce qui n'est pas contenu dans le premier et selon toute évidence des éléments de valeur fort différente.

La distinction sur laquelle je viens d'insister ressort encore nettement des intéressantes observations de Regaud et Mawas (09).

Ces auteurs ont étudié la glande sous-maxillaire de l'homme et y ont reconnu deux substances différentes. La première se présente sous la forme de filaments onduleux et n'apparaît qu' après fixation par un liquide pauvre en acide acétique: elle est en relation étroite avec les différents états fonctionnels de la cellule glandulaire. La seconde résiste à l'action de l'acide acétique et a tous les caractères morphologiques de l'ergastoplasme de Garnier. Les premiers éléments sont d'après Regaud, des homologues des plasmasomes d'Arnold, de véritables chondriosomes qui interviennent dans l'élaboration des produits de secrétion. Les seconds sont de l'ergastoplasme, dont le rôle n'est pas élucidé. Regaud et Mawas croient à juste titre que »tandis que les formations mitochondriales sont extrêmement répandues, qu'elles existent peut-être dans toutes les cellules, l'ergastoplasme est relativement rare et contingent (p. 229).« Je me permettrai pourtant une remarque: c'est qu'il serait préférable, à mon avis, de ne plus employer le terme ergastoplasme, dont le sens habituel et d'ailleurs inacceptable, est différent de celui que lui attribuent Regaud et Mawas.

Il nous reste à voir jusqu'à quel point l'identité des mitochondries des cellules sexuelles et des chondriosomes des cellules somatiques est établie.

Le premier caractère commun de ces deux catégories d'éléments est leur colorabilité en violet par la méthode de Benda. C'est en grande partie sur ce caractère que Benda a basé sa conception de la valeur des mitochondries: pour lui attribuer une signification absolue, il faut admettre la spécificité de la méthode. Cette spécificité n'est évidemment pas établie. Mais à ce premier caractère commun, il s'en ajoute une série d'autres, tels que la grande réfringence de ces éléments examinés sur le frais, leur solubilité dans l'acide acétique, leur conservation par des liquides identiques (de préférence les liquides contenant de l'acide osmique), etc. (cf. Regaud et Mawas 09), qui permettent de conclure en faveur d'une parenté chimique étroite entre les chondriosomes et les mitochondries.

Si l'on examine maintenant ces éléments au point de vue morphologique, on constate entre eux la plus grande ressemblance: il est impossible, si l'on compare entre elles de bonnes préparations de cellules testiculaires et de cellules embryonnaires, de n'être pas frappé par ces analogies. Les récentes considérations de Meves (07. 3 et 08) sur les rapports des chondriosomes avec la masse filaire

de FLEMMING et sur la structure du protoplasme nous les présentent sous un aspect nouveau et particulièrement instructif. MEVES a appliqué la méthode de BENDA aux tissus qui ont servi d'objet d'étude à FLEMMING et de base à sa théorie du protoplasme: cellules cartilagineuses, cellules conjonctives, œufs ovariens de mammifères, etc., et a constaté que les éléments décrits par FLEMMING dans ces cellules se colorent comme les chondriosomes: en d'autres termes, les chondriosomes représentent la masse filaire de FLEMMING. Pour MEVES, l'identité de ces éléments et des mitochondries des cellules sexuelles est absolument certaine. De fait, on trouve dans les cellules sexuelles comme dans les cellules somatiques, une structure identique, conforme à la description que donne FLEMMING du protoplasme: une substance homogène dans laquelle est enrobée une autre substance plus réfringente. Cette dernière peut se présenter soit sous la forme de grains, soit sous celle de filaments, indépendants ou même anastomosés: ces différences sont en réalité tout à fait secondaires, comme le fait remarquer MEVES (07. 3 et 08), car elles peuvent s'observer dans la même cellule considérée aux différents stades de son évolution.

Un autre caractère morphologique commun et très important est celui de la persistance de ces éléments pendant la mitose et de leur transmission par continuité directe aux cellules filles; il s'y joint parfois une disposition toute particulière, qui tend à amener une répartition égale du chondriome entre les produits de la division.

Ces caractères suffisent à mon avis, pour admettre l'identité des mitochondries des cellules sexuelles et des chondriosomes des cellules embryonnaires. Ces derniers m'apparaissent donc, non pas comme les produits d'une différenciation particulière à ces cellules, mais comme l'expression d'une structure commune du cytoplasme: structure qui peut d'ailleurs être plus ou moins nette suivant les cas. Avec BENDA et MEVES, j'admets par conséquent l'existence constante dans toutes les cellules de la substance mitochondriale [1]). La grande valeur de cette substance, rendue déjà très vraisemblable par son universalité, ressort nettement de l'étude de la différenciation des tissus.

RETZIUS (09) qui admet d'ailleurs la réelle valeur des chondriosomes, pense que »die sicheren Beweise, daß in den Embryonen die

---

[1]) Quand par conséquent KOLTZOFF (06) admet que les mitochondries représentent une sorte de squelette de la cellule, cette interprétation ne peut s'appliquer qu'à certains cas particuliers et n'a pas une portée générale.

Chondriokonten direkt teils von der männlichen, teils von der weiblichen Geschlechtszelle abstammen, liegen noch nicht vor . . . (p. 229).« Il est certain que la démonstration rigoureuse réclamée par le savant suédois, n'a pas encore été fournie et ne peut l'être que de deux manières: en démontrant la continuité des chondriosomes des cellules embryonnaires et des mitochondries des cellules sexuelles par l'étude histogénétique de l'organe sexuel, ou mieux par l'étude du sort de la gaine mitochondriale du spermatozoïde au cours de la fécondation. L'état actuel de nos connaissances nous permet déjà de considérer cette démonstration comme réalisable: d'une part, parce que les cellules de l'ébauche génitale renferment chez les embryons de nombreux chondriosomes et qu'il y a tout lieu de supposer que ces éléments, étant données leur persistance pendant la division cellulaire et leur transmission aux produits de celle-ci, vont former l'appareil mitochondrial de l'organe sexuel; d'autre part, parce que l'étude de la fécondation montre que non seulement la tête, mais encore une partie de la queue du spermatozoïde et précisément celle qui est pourvue de la gaine mitochondriale, pénètrent dans l'œuf. Un bel exemple nous en est fourni dans le dernier travail de VAN DER STRICHT (09: figures 38 et suivantes). Quant aux arguments théoriques émis contre l'intervention d'une partie du protoplasme dans la fécondation, ils n'ont jamais convaincu tous les auteurs et ont récemment fait de la part de MEVES (08) l'objet d'une critique détaillée pour l'exposé de laquelle je renvoie à l'original.

Un auteur munichois, BUCHNER, a fait dans Archiv für Zellforschung (zweiter Band, viertes Heft, Referate, p. 650—651) une critique du travail de MEVES dans laquelle il s'efforce de diminuer l'importance que cet auteur attache aux chondriosomes et d'assimiler ces éléments au Chromidialapparat de GOLDSCHMIDT et partant, aux chromidies des infusories. De cette critique, je crois utile de relever les deux points suivants.

Page 651, BUCHNER écrit: »Zudem kennen wir eine Reihe von Fällen in denen die Mitochondrien in keiner Weise zum Aufbau des Spermatozoons verwendet werden«. Il suit de là que la gaine mitochondriale, loin de constituer un organe constant du spermatozoïde, n'en représente qu' une partie accessoire. Je me permettrai de faire remarquer à BUCHNER que cette simple affirmation ne suffit pas, et qu'il eût été préférable de lui voir apporter dans un sujet de

cette importance, un peu plus de circonspection ou de précision, voire même sa part d'observations personnelles: j'eusse été quant à moi, très curieux d'apprendre quelles sont ces espèces auxquelles Buchner fait allusion, car je n'en connais pas où l'appareil mitochondrial ne soit employé à former une gaine au spermatozoïde, et les observations de Benda, de Meves et les miennes ne sont contredites que par celles de Wassilieff, sur l'invraisemblance desquelles j'ai déjà suffisamment insisté.

Un peu plus bas, Buchner écrit en manière de conclusion: »Und wie stellt sich dic Mevessche Annahme zu dem experimentellen Nachweis, daß die Strukturen des Mitochondrialapparates unmittelbar von der Funktion abhängen? Der Verf. entkräftigt nirgends diese Hauptstütze der Theorie von trophochromatischer Natur der Chromidien, die wir auch auf diese Chondriosomen im Entenembryo (sic)[1]) anwenden möchten. Die lebhafte Funktion, die diese Theorie für solche Zellen verlangt, ergibt sich von selbst aus der raschen Verarbeitung des Dottermaterials und den heftigen organbildenden Prozessen.« A cette lecture, ceux qui ne sont pas suffisamment au courant de la question et pour qui sont précisément faits les articles critiques pourraient croire que l'identité des mitochondries des cellules sexuelles avec les chromidies, leur origine nucléaire, et leurs rapports avec l'intensité du fonctionnement de la cellule au sens où l'entend Goldschmidt, sont établis. De mes observations, comme de celles de Benda et de Meves et de ce qui a été dit plus haut il résulte cependant: 1° que ni les mitochondries, ni les chondriosomes ne sont d'origine nucléaire et ne peuvent être assimilés aux chromidies des infusoires; 2° que l'identité des mitochondries et des chondriosomes avec le Chromidialapparat des cellules somatiques de l'Ascaris n'est nullement établie et est même peu vraisemblable, et que par conséquent les conclusions que Goldschmidt tire de ses recherches expérimentales, en admettant qu'elles conviennent aux cellules de l'Ascaris, ne peuvent en aucune façon s'étendre aux mitochondries ou aux chondriosomes; 3° que ces derniers représentent un élément constant de la cellule et non pas un produit de l'activité de celle-ci. Et si même Buchner n'admet pas notre manière de voir, tout au moins devrait-il dans un article critique la mentionner.

---

[1]) Il n'est pas question dans le travail de Meves, d'embryons de canard, mais bien de poulet.

Post scriptum. Il est trop tard pour discuter ici les récentes observations de Buchner (Das accessorische Chromosom in Spermatogenese und Ovogenese der Orthopteren, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Reduktion. Arch. f. Zellforschung, III. 3). J'y reviendrai dans un prochain travail sur l'appareil mitochondrial des cellules séminales, dans lequel je montrerai l'inexactitude de certaines observations de Buchner et le peu de fondement de ses conclusions théoriques.

---

2. Considérations générales sur la structure de la fibre musculaire striée.

Il résulte de ces observations sur le développement des muscles une conception très précise de la structure de la fibre musculaire striée. Je rappelerai brièvement avant de conclure les principales opinions qui ont été émises sur cette structure.

On peut distinguer deux théories principales. La majorité des auteurs admettent que la fibre musculaire striée se compose de fibrilles, qui représentent la partie contractile de la fibre, et de protoplasme non différencié dans lequel sont enrobées les fibrilles, et qui porte le nom de sarcoplasme. Un petit nombre d'histologistes rejettent au contraire la préexistence des fibrilles et les considèrent comme un produit artificiel dû aux réactifs.

Parmi les partisans de cette manière de voir, il faut citer Carnoy (83), Melland (89), Marshall (87), van Gehuchten (86, 87 et 88) et Cajal (88), dont les opinions présentent de nombreux points de ressemblance et peuvent se ramener à celle de Carnoy: «La cellule musculaire est une cellule ordinaire dont le reticulum s'est régularisé et l'enchylème chargé de myosine (p. 193).» Ce reticulum à mailles allongées forme la charpente de la fibre; il préexiste dans la cellule vivante. Les fibrilles sont le produit de la coagulation de l'enchylème myosique sur les travées longitudinales de ce reticulum par les réactifs fixateurs; la plupart des détails de structure des fibrilles seraient donc purement accidentels.

Cette théorie est passible de nombreuses objections, dont la première concernerait l'existence de ce reticulum hypothétique dont serait pourvue toute cellule: la démonstration, par Merkel et d'autres, de la préexistence des fibrilles l'a définitivement condamnée. Il eût peut-être été inutile d'y revenir, si récemment Münch (03) n'était arrivé lui aussi à rejeter l'existence de la fibrille, qui ne représente

pas d'après ses observations une unité morphologique, mais »erscheint nur noch als der sichtbare Ausdruck der in der Längsrichtung der Faser wirksam gewesenen interanisotropen Kohäsionskräfte (p. 88).« Je ne m'attarderai pas à cette définition peu précise pour arriver immédiatement aux observations de l'auteur.

En étudiant des fibres musculaires, non pas sur des coupes, mais dissociées et autant que possible entières, MÜNCH a cru pouvoir établir que la striation anisotrope dite transversale n'est pas perpendiculaire à l'axe de la fibre, mais oblique et en sens inverse sur chaque face de celle-ci: c.-à-d. que la substance anisotrope présente dans la fibre musculaire une disposition spiraloïde. En admettant l'exactitude de cette observation, je n'y vois rien d'inconciliable avec l'existence des fibrilles ni de conforme à la conclusion de MÜNCH, pour lequel l'unité contractile serait un élément spiraloïde formé de substance anisotrope: cette observation serait tout au plus à rapprocher de celles de THULIN (08) qui décrit une disposition spiraloïde des »Säulchen« dans les muscles à contraction très rapide, comme les muscles de la langue des reptiles. Ceci soit dit sans vouloir exclure la possibilité qu'il n'y ait dans le cas de MÜNCH qu'une apparence résultant d'un certain degré de dislocation de la fibre musculaire à la suite des manœuvres de dissociation ou de l'écrasement entre deux lamelles; ce qui me paraît plaider en faveur de cette interprétation, c'est qu'une même fibre musculaire peut d'après MÜNCH renfermer plusieurs spirales anisotropes[1].

Si je ne vois dans les observations de MÜNCH rien qui puisse infirmer la théorie de la constitution fibrillaire du muscle strié, je trouve au contraire dans les miennes une confirmation complète de cette théorie. Elles me permettent de me rallier à la manière de voir défendue par l'immense majorité des histologistes, parmi lesquels je

[1] Une chose m'a frappé dans les observations de MÜNCH: c'est que dans le seul cas où il signale le disque intermédiaire, lequel devrait former une seconde spirale insérée dans la première d'après la théorie de l'auteur, ce disque se présente sous une forme bizarre qui n'a jamais été décrite. On voit dans les figures 16 et 17 de MÜNCH (Myniops variolosus) »daß die schmalen dunkeln Zwischenscheiben nicht isoliert zwischen den breiten Scheiben liegen, sondern Spiralscheiben von sehr enger Windung darstellen, die unmittelbar mit den breiten Scheiben zusammenhängen und sich in diese fortsetzen (p. 82)«. Cette description est en contradiction avec tout ce que l'on sait de l'élément Z et ne peut être admise sans contrôle: elle ne s'applique en tous cas aux muscles d'aucune autre espèce connue.

Signalons enfin la possibilité d'une confusion avec les trachées, les observations de MÜNCH ayant porté sur des insectes.

citerai Apathy (92, 93), Arnold (98, 09), Bütschli (91), Eimer (82), Heidenhain (99, 1 et 2), Koelliker (88 et antérieurement), Holmgren (07.1 et 2 et 08), Mc. Callum (97, 98), Retzius (91), Rollett (88 et antérieurement), Schlater (05 et 07) etc., et de prendre position entre les différentes manières de voir de ces auteurs.

Il s'en faut en effet de beaucoup que tous les partisans de la théorie fibrillaire soient d'accord. J'ai déjà mentionné plus haut l'opinion de Bütschli (dont se rapproche celle de Mc. Callum (97, 98), qui considère les fibrilles comme le produit de la différenciation dans le sens longitudinal d'un système d'alvéoles représentant la structure protoplasmique commune à toute cellule: cette conception n'est pas d'accord avec mes observations sur l'origine chondriosomale et la différenciation des fibrilles. Je ne puis davantage souscrire à l'opinion défendue par Heidenhain (99.2) et Prenant (03, 04, 05) pour lesquels la structure fibrillaire résulterait de la différenciation des éléments d'un réseau protoplasmique dans le sens de la contraction, théorie qui ne diffère d'ailleurs de celle de Bütschli qu'en ceci: pour Heidenhain et Prenant les fibrilles correspondent à la paroi des alvéoles, pour Bütschli aux alvéoles elles-mêmes. Nous avons vu que les chondriosomes, dont proviennent les myofibrilles, ne forment pas un réseau et pas plus avant qu'après leur différenciation, ne s'anastomosent entre eux: l'union qui existe entre les fibrilles dans le muscle adulte au niveau de Z et peut-être de M, n'est que secondaire et d'une autre nature que les fibrilles elles-mêmes.

Comme d'autre part l'existence de la membrane de Krause me paraît certaine, je suis forcé de me séparer sur ce point d'un certain nombre d'auteurs et notamment de Retzius, Rollett et Koelliker, qui la rejettent formellement. J'ai déjà signalé plus haut que l'existence de cette membrane s'accorde parfaitement, étant donné son mode de constitution, avec la théorie fibrillaire la plus rigoureuse.

La structure des myofibrilles est également l'objet d'opinions nombreuses et contradictoires. Apathy (92) les considère comme homogènes et onduleuses et attribue à ces ondulations le phénomène de la striation transversale: il s'agit évidemment là, comme l'auteur le reconnaît lui-même, d'une simple hypothèse, qui ne tient du reste pas devant les faits. Pour Eimer (82), Wagener (80 et 82) et peut-être Holmgren (07.1 et 2 et 08), la striation est le résultat passager de l'activité du muscle: les fibrilles du muscle au repos sont homo-

gènes. Je me suis déjà élevé tout à l'heure contre cette manière de voir, en insistant sur le caractère exclusivement embryonnaire de la fibrille homogène. Quant aux conclusions de MARCHESINI et FERRARI (95), elles me paraissent purement fantaisistes.

C'est le moment d'exposer les observations de SCHLATER, qui a étudié les myofibrilles dans les muscles volontaires (05) et le cœur (07) de l'embryon de poulet. Pour SCHLATER, la myofibrille est constituée d'une série de petits éléments, tordus sur eux-mêmes en forme de spirale, qui correspondent au disque anisotrope; ces éléments sont réunis entre eux par un mince filament. Le disque intermédiaire n'apparaîtrait que beaucoup plus tard. Pendant la contraction, l'image de la striation ne se modifie guère: seule la longueur de la fibrille diminue par suite de la diminution de hauteur de chaque élément anisotrope qui se contracte comme un petit ressort à boudin.

Mes observations me permettent d'affirmer tout d'abord que le disque isotrope a le même calibre que le disque anisotrope: c'est ce qui résulte aussi des observations de HEIDENHAIN (01) sur des préparations faites à l'hématoxyline au vanadium. De plus, le disque isotrope n'est pas plus traversé que constitué par un mince filament, comme le pense SCHLATER. Enfin, le disque anisotrope n'a pas la forme d'une spirale; les deux granulations qui apparaissent quand on a poussé fortement la décoloration, ne sont nullement obliques par rapport à l'axe de la fibrille, mais coïncident exactement avec cet axe. La définition de SCHLATER: »Die Myofibrille der sogenannten quergestreiften Muskelfaser ist eine metamere Kette von kurzen, dicken Spiralen, welche eine Windung haben, und durch dünne Fädchen untereinander verbunden sind (p. 466, 05),« est donc totalement inexacte; sa théorie de la contraction perd par là-même tout fondement.

Pour ARNOLD (98 et 09.1 et 2), la fibre musculaire striée renferme deux espèces de granulations: les sarcosomes répandus dans le sarcoplasme, dont il a été question plus haut, et les myosomes. Le disque anisotrope est formé de myosomes réunis en un bâtonnet (myokonte), qui renferme à ses extrémités des sarcosomes. Sur la valeur de Z, ARNOLD ne se prononce pas. Disque anisotrope et disque intermédiaire sont réunis par un filament qui traverse le disque isotrope pour s'insérer au disque intermédiaire. Chaque myofibrille se décompose ainsi en une série de segments compris entre deux disques intermédiaires.

Tandis que je suis tout disposé à admettre l'opinion d'Arnold sur la valeur et le rôle des sarcosomes, mes observations sont en contradiction avec sa conception de la myofibrille, qui est pour moi un élément continu, et ne se décompose qu'arbitrairement en segments superposés. Il n'y a pas, comme je l'ai déjà dit à propos des observations de Schlater, de mince filament traversant le disque isotrope. Enfin je n'ai jamais vu aux extrémités du disque Q les granulations signalées par Arnold.

Nous avons vu que d'après mes observations la fibre musculaire striée est le produit de la différenciation d'une seule cellule embryonnaire et se compose essentiellement de fibrilles et de sarcoplasme. Une partie déterminée du protoplasme du myoblaste, le chondriome, formé de chondriosomes filamenteux, se transforme en fibrilles. Chaque fibrille a la longueur de la fibre à laquelle elle appartient. Le calibre des fibrilles est sensiblement égal. Tous les éléments qui les constituent résultent de la différenciation d'une seule et même substance, la substance du chondriome[1]. Primitivement indépendantes, les myofibrilles se réunissent secondairement par l'intermédiaire de ponts sarcoplasmatiques qui forment au niveau du disque intermédiaire et de la moitié de la hauteur du disque anisotrope d'après Heidenhain (99.2), une membrane continue, la Grundmembrane de Krause et la membrane M de Heidenhain. Chaque myofibrille, provenant de la différenciation d'un chondriosome de la cellule musculaire embryonnaire, représente une unité contractile, unité que l'étude du développement permet de définir rigoureusement[2].

Tous les chondriosomes d'un myoblaste ne sont pas employés à la formation de myofibrilles; il arrive un moment où leur activité

---

1) Cette différenciation peut aboutir à des termes dissemblables, soit par leur composition chimique, soit simplement par leur densité (Heidenhain): c'est ainsi que le disque Z de la fibrille définitive présente des réactions colorantes différentes de celles du disque anisotrope (Renaut: 77), bien qu'il ait la même origine.

2) Pour Apathy (92, 93) et Heidenhain (99. 1 et 2), la myofibrille peut être dissociée en éléments de plus en plus fins: le dernier terme de cette dissociation est l'Elementarfibrille d'Apathy, la Molecularfibrille de Heidenhain. C'est là une manière de voir qui pour être plausible, n'en est pas moins purement hypothétique. L'existence de ces fibrilles, fût-elle démontrée, ne diminuerait du reste en rien la valeur d'unité contractile que nous avons attribuée au produit de différenciation d'un chondriosome.

Quant aux considérations de Heidenhain (02) sur la structure métamérique de la myofibrille, elles sont du domaine de la spéculation pure et ne peuvent être discutées.

fibrillogène s'arrête ou cesse, dans les conditions ordinaires, de se manifester. Les myofibrilles sont alors, parfois plus tôt déjà (muscle cardiaque), capables de se multiplier par division longitudinale. Ce qui reste des chondriosomes, c'est à dire les plasmosomes d'Arnold, les Sarkoplasmakörner de Holmgren etc. forme un élément de la fibre musculaire intervenant dans les échanges nutritifs et la fixation des substances de réserve.

Le restant du protoplasme du myoblaste constitue le sarcoplasme de la fibre musculaire adulte. Celui-ci ne présente par les méthodes employées aucune trace de structure, si ce n'est au niveau des disques intermédiaires où il contribue à former la membrane de Krause. La question de savoir si les réseaux décrits dans le sarcoplasme par de nombreux auteurs et notamment par Bütschli et Schewiakoff (91), Mac Callum (97, 98), Retzius (81, 90), Veratti (02), etc., correspondent à une structure réelle ou sont un produit des réactifs, est ouverte: elle se ramène d'après ce que nous avons dit plus haut, à celle de la structure de la masse interfilaire de Flemming. De ces observations, il résulte de plus que le sarcoplasme ne peut être considéré comme le restant non différencié du protoplasme de la cellule embryonnaire, mais représente une partie du protoplasme de cette cellule, distincte dès l'origine de celle qui a formé les myofibrilles: il va de soi que ces deux parties sont en relations d'échanges continuels.

Liège, Août 1909.

Index Bibliographique.

Altmann, R. 1890. Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. Leipzig.

Apathy, S. von. 1892. Kontraktile und leitende Primitivfibrille. Mitt. der Zool. Station zu Neapel. 10.

—— 1893. Über die Muskelfasern von Ascaris, nebst Bemerkngen über die von Lumbricns nnd Hirudo. Zeitschrift für wiss. Mikroskopie. 10.

—— 1902. M. Heidenhains und meine Auffassung der kontraktilen nnd leitenden Substanz und über die Grenzen der Sichtbarkeit. Anat. Anz. 21.

Arnold, G. 1908. The Nucleolus and microchromosomes in the Spermatogenesis of Hydrophylus piceus L. Arch. für Zellforsch. II.

Arnold, J. 1898. Über feinere Strnktur und Architektur der Zellen. III. Muskelgewebe. Arch. f. mikrosk. Anatomie. 52.

—— 1900. Über vitale Granulafärbung in den Knorpelzellen, Muskelfasern und Ganglienzellen. Arch. f. mikrosk. Anat. 55.

ARNOLD, J. 1902. Über Plasmosomen und Granula der Nierenepithelien. VIRCHOWS Archiv. 169.

—— 1905. Über Bau und Secretion der Drüsen der Froschhaut, zugleich ein Beitrag zur Plasmosomengranulalehre. Arch. f. mikrosk. Anat. 65.

—— 1907. 1. Plasmosomen, Granula, Mitochondrien, Chondriomiten und Netzfiguren. Anat. Anzeiger. 31.

—— 1907. 2. Supravitale Färbung Mitochondrien ähnlicher Granula in den Knorpelzellen, nebst Bemerkungen über die Morphologie des Knorpelglykogens. Anat. Anzeiger. 32.

—— 1908. Zur Morphologie des Knorpelglykogens und zur Struktur der Knorpelzellen. VIRCHOWS Archiv. 194.

—— 1909. 1. Zur Morphologie des Muskelglykogens und zur Struktur der quergestreiften Muskelfaser. Arch. f. mikrosk. Anatomie. 73.

—— 1909. 2. Zur Morphologie des Glykogens des Herzmuskels nebst Bemerkungen über dessen Struktur. Arch. f. mikrosk. Anatomie. 73.

BARDEEN, C. R. 1900. The development of the musculature in the body-wall of the pig, including its histogenesis and its relations to the myotomes and to the skeletal and nervous apparatus. John Hopkins Hospital Reports. 9.

BATAILLON, E. 1891. Recherches anatomiques et expérimentales sur la métamorphose des Amphibiens Anoures. Thèse de Paris.

BENDA, C. 1899. 1. Weitere Mitteilungen über die Mitochondria. Verh. der phys. Gesellsch. zu Berlin. 1898—1899.

—— 1899. 2. Weitere Beobachtungen über die Mitochondria und ihre Verhältnisse zu Secretgranulationen nebst kritischen Bemerkungen. Verh. d. phys. Ges. Berlin. 1899—1900.

—— 1901. Die Mitochondriafärbung und andere Methoden zur Untersuchung der Zellsubstanzen. Verh. der Anat. Gesellsch. Bonn.

—— 1903. 1. Die Mitochondria. Ergebn. der Anat. und Entwicklungsgesch. 12.

—— 1903. 2. Die Mitochondria des Nierenepithels. Verh. der Anat. Gesellsch. Heidelberg.

BERGEN, F. VON. 1904. Zur Kenntnis gewisser Strukturbilder (Netzapparate, Saftkanälchen, Trophospongien) im Protoplasma verschiedener Zellarten. Arch. für mikr. Anatomie. 64.

BRUNN, A. VON. 1884. Beiträge zur Kenntnis der Samenkörper und ihre Entwicklung bei den Säugetieren und Vögeln. Arch. für mikr. Anat. 23.

BÜTSCHLI und SCHEWIAKOFF. 1891. Über den feineren Bau der quergestreiften Muskeln von Arthropoden. Biol. Centralbl. 11.

CAJAL, R. v. 1888. Observations sur la texture des fibres musculaires des pattes et des ailes des Insectes. Internat. Monats. 5.

CARNOY, J. B. 1883. Biologie cellulaire. Lierre.

CHILD, C. M. 1907. Amitosis as a Factor in normal and regulatory Growth. Anat. Anzeiger. 30.

DONCASTER, L. 1906. Spermatogenesis in the Hive-Bee. Anat. Anz. 29.

DUESBERG, J. 1905. Contribution à l'étude des phénomènes histologiques de la métamorphose chez les Amphibiens Anoures. Arch. de Biologie. 22.

—— 1907. Der Mitochondrialapparat in den Zellen der Wirbeltiere und Wirbellosen. Arch. f. mikrosk. Anatomie. 71.

—— 1908. 1. Sur l'existence de mitochondries dans l'œuf et l'embryon d'Apis mellifica. Anat. Anzeiger.

DUESBERG, J 1908. 2. La spermatogenèse chez le Rat. Dissertation inaugurale. Leipzig.
—— 1909. Über Chondriosomen und ihre Verwendung zu Myofibrillen beim Hühnerembryo. Verh. der Anat. Gesellsch. Gießen.
DUVAL, M. 1889. Atlas d'embryologie.
EBERTH, C. J. 1866. Zur Entwicklung der Gewebe im Schwanze der Froschlarve. Arch. f. mikrosk. Anatomie. 2.
EIMER, C. H. TH. 1892. Die Entstehung und Ausbildung des Muskelgewebes, insbesondere der Querstreifung desselben als Wirkung der Tätigkeit betrachtet. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. 53. Suppl.
ENGERT, H. 1902. Die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur bei Vögeln. Morph. Jahrb. 29.
EYCLESHYMER, A. C. 1904. The cytoplasmic and nuclear changes in the striated muscle cell of Necturus. Amer. Journ. of Anat. 3.
FISCHEL, A. 1895. Zur Entwicklung der ventralen Rumpf- und der Extremitätenmuskulatur der Vögel und Säugetiere. Morph. Jahrb. 23.
FLEMMING, W. 1882. Zellsubstanz, Kern und Zellteilung. Leipzig.
—— 1895. Über die Wirkung von Chromosmiumessigsäure auf Zellkerne. Arch. f. mikrosk. Anatomie. 44.
FREDERICQ, L. 1875. Génération et structure du tissu musculaire. Bruxelles.
—— 1876. Note sur la contraction des muscles striés de l'Hydrophile. Bull. de l'Acad. Roy. de Belgique. 45.
GAUPP, E. 1896. Anatomie des Frosches, de ECKER et WIEDERSHEIM.
GEHUCHTEN, A. VAN. 1886. Etude sur la structure intime de la cellule musculaire striée. La Cellule. 2.
—— 1887. Etude sur la structure intime de la cellule musculaire striée. Anat. Anzeiger. 2.
—— 1888. Etude sur la structure intime de la cellule musculaire striée chez les vertébrés. La Cellule. 4.
GODLEWSKY, E, 1902. Die Entwicklung des Skelet- und Herzmuskelgewebes der Säugetiere. Arch. f. mikr. Anatomie. 60.
GOLDSCHMIDT, R. 1904. Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. (Histologische Untersuchungen an Nematoden. II.) Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. 21.
GOLOWINSKY, J. 1907. Zur Kenntnis der Histogenese der Bindegewebsfibrillen. Anat. Hefte. 43.
HEIDENHAIN, M. 1894. Neue Untersuchungen über die Centralkörper. Arch. f. mikrosk. Anatomie. 43.
—— 1899. 1. Beiträge zur Aufklärung des wahren Wesens der faserförmigen Differenzierungen. Anat. Anzeiger. 16.
—— 1899. 2. Struktur der contractilen Materie. Ergebn. d. Anat. u. Entw. 8.
—— 1900. Über die Centralkapseln und Pseudochromosomen in den Samenzellen von Proteus sowie über ihr Verhältnis zu den Idiozomen, Chondromiten und Archoplasmaschleifen. Anat. Anzeiger. 18.
—— 1901. Über die Struktur des menschlichen Herzens. Anat. Anzeiger. 20.
—— 1902. Weitere Beiträge zur Beleuchtung des genetischen Verhältnisses zwischen molekularer und histologischer Struktur. Anat. Anz. 20.
HENLE, J. 1841. Allgemeine Anatomie. Leipzig.
HERTWIG, O. 1902. Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere.

Hertwig, R. Über den Chromidialapparat und den Dualismus der Kernsubstanzen. Sitz.-Ber. d. Gesellsch. f. Morph. München.

Herxheimer, K. 1899. Über die Struktur des Protoplasmas der menschlichen Epidermiszelle. Arch. f. mikr. Anatomie. 53.

Holmgren, E. 1907. 1. Über die Trophospongien der quergestreiften Muskelfasern, nebst Bemerkungen über den allgemeinen Bau dieser Fasern. Arch. f. mikr. Anatomie. 71.

—— 1907. 2. Über die Sarkoplasmakörner quergestreifter Muskelfasern. Anat. Anz. 31.

—— 1908. Studien über die stofflichen Veränderungen der quergestreiften Muskelfasern. Skand. Archiv für Physiol. 21.

Kaestner, S. 1890. Über die Bildung von animalen Muskelfasern in dem Urwirbel. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. Suppl.

—— 1892. Über die allgemeine Entwicklung der Rumpf- und Schwanzmnskulatur bei Wirbeltieren, mit besonderer Berücksichtigung der Selachier Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.

Kölliker, A. 1868. Traité d'Histologie. Trad. Marc Sée.

—— 1876. Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. Leipzig.

—— 1888. Zur Kenntnis der quergestreiften Muskelfasern. Zeitschr. für wiss. Zoologie 47.

—— 1889. Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 6. Auflage. Leipzig.

Kollmann, J. 1891. Die Rnmpfsegmente menschlicher Embryonen von 13 bis 35 Somiten. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.

Koltzoff, N. K. 1906. Studien über die Gestalt der Zelle. I. Untersnchungen über die Spermien der Dekapoden als Einleitung in das Problem der Zellengestalt. Arch. f. mikrosk. Anatomie. 67.

Kopsch, F. 1902. Die Darstellung des Binnennetzes in spinalen Ganglienzellen und andern Körperzellen mittels Osmiumsäure. Sitz.-Ber. d. K. Preuß. Akad. d. Wiss. Phys. Math. Klasse. 40.

Kornilowitsch, N. 1903. Über den feineren Bau der contractilen Substanz der quergestreiften Muskeln einiger Tiere. (Jurgeff. Cité d'après Schlater, 05.)

Kromayer, E. 1892. Die Protoplasmafaserung der Epithelzelle. Arch. f. mikr. Anatomie. 39.

Loewenthal, N. 1807. Zur Kenntnis der Knorpelzellen. Anat. Anz. 30.

Mac Callum, J. B. 1897. On the histology and histogenesis of the muscle cell. Anat. Anzeiger. 13.

—— 1898. On the histogenesis of the striated muscle fibre aud the growth of the human Sartorius muscle. John Hopkins Hospital. Bull. 9.

Marceau, F. 1902. 1. Recherches sur l'histologie et le développement comparés des fibres de Purkinge et des fibres cardiaques. Bibl. anat. 10, et Thèse de Nancy 1901—02.

—— 1902. 2. Note sur les modifications de structure qu'éprouve la fibrille striée cardiaque des mammifères pendant sa contraction. Bibl. anat. 10.

—— 1903. Recherches sur la structure et le développement comparés des fibres cardiaques dans la série des Vertébrés. Thèse de la Fac. des Sciences. Paris.

Marchesini et Ferrari. 1895. Untersuchungen über die glatte und gestreifte Muskelfaser. Anat. Anzeiger. 11.

MARSHALL, C. F. 1887. Observations on striped and unstriped muscle. Quart. Journ. of micr. Science. 26.

MAURER, F. 1894. Die Elemente der Rumpfmuskulatur bei Cyclostomen und höheren Wirbeltieren. Morph. Jahrb. 21.

—— 1904. Die Entwicklung des Muskelsystems und der elektrischen Organe. Handbuch der vergl. und experim. Entwicklungsgesch. der Wirbeltiere, herausgegeben von O. HERTWIG. Bd. 3. 1. Teil.

MAXIMOW, A. 1908. Über Amitose in den embryonalen Geweben der Säugetiere. Anat. Anzeiger. 33.

MELLAND, 1885. A simplified view of the striped muscle fibre. Quart. Journ. of micr. Science. 24.

MERKEL, F. 1873. Der quergestreifte Muskel. II. Der Kontraktionsvorgang im polarisierten Licht. Arch. f. mikr. Anat. 9.

—— 1881. Über die Kontraktion der quergestreiften Muskelfasern. Arch. für mikr. Anatomie. 19.

MEVES, FR. 1900. Über den von la VALETTE ST. GEORGE entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat. 56.

—— 1904. Über das Vorkommen von Mitochondrien bzw. Chondriomiten in Pflanzenzellen. Ber. d. deutsch. Bot. Gesellsch. 2.

—— 1907. 1. Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene (Apis mellifica L.), nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Arch. für mikr. Anatomie. 70.

—— 1907. 2. Über Mitochondrien bzw. Chondriokonten in den Zellen junger Embryonen. Anat. Anzeiger. 31.

—— 1907. 3. Die Chondriokonten in ihrem Verhältnis zur Filarmasse FLEMMINGs. Anat. Anzeiger. 31.

—— 1908. Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Cytologische Studien am Hühnerembryo. Arch. f. mikr. Anatomie. 72.

—— 1909. Über Neubildung quergestreifter Muskelfasern nach Beobachtungen am Hühnerembryo. Anat. Anzeiger.

MEVES et DUESBERG. 1907. Die Spermatocytenteilungen bei der Hornisse (Vespa crabro L.). Arch. f. mikr. Anatomie. 71.

MLODOWSKA, J. 1908. Zur Histogenese der Skelettmuskeln. Bull. de l'Acad. des Sciences de Cracovie.

MORPURGO, B. 1908. Über die postembryonale Entwicklung der quergestreiften Muskeln von weißen Ratten. Anat. Anzeiger. 15.

MÜNCH, K. 1903. Die sogenannte Querstreifung der Muskelfaser als optischer Ausdruck ihrer spiraligen anisotropen Durchwindung. Arch. f. mikr. Anatomie. 62.

NASSE. 1882. Zur Anatomie der quergestreiften Muskelsubstanz. Leipzig.

NOETZEL, W. 1895. Die Rückbildung der Gewebe im Schwanze der Froschlarve. Arch. f. mikr. Anatomie. 45.

NOWIKOFF, M. 1909. Über den Chromidialapparat in den Zellen des Subradularknorpels von Haliotis tuberculata. Anat. Anzeiger. 34.

PATERSON, A. M. 1888. On the fate of the muscle plate and the development of the spinal nerves and limb plexuses in birds and mammals. Quart. Journ of micr. Science. 28.

PATTERSON, J. T. 1908. Amitosis in the Pigeons egg. Anat. Anzeig. 32.

PENSA, A. 1901. Osservazioni sulla struttura delle cellule cartilaginee. Rendc. d. R. Ist. Lomb. di. sc. e lett. 2. 34.

PETRUNKEWITSCH. A. 1901. Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. 14.

POPOFF, M. 1906. Zur Frage der Homologisierung des Binnennetzes der Ganglienzellen mit den Chromidien (Mitochondria, etc.) der Geschlechtszellen. Anat. Anzeiger. 29.

—— 1907. Eibildung bei Paludina vivipara und Chromidien bei Paludina und Helix. Arch. f. mikr. Anatomie. 71.

PRENANT, A. 1898 et 1899. Sur le protoplasme supérieur (archoplasme, kinoplasme, ergastoplasme), étude critique. Journ. de l'anatomie et de la Phys. 34 et 35.

—— 1903, 1904 et 1905. Questions relatives aux cellules musculaires. Arch. de Zoologie expérimentale.

PRENANT, BOUIN et MAILLARD. 1904. Traité d'histologie. Paris.

RABL, C. 1888. Über die Differenzierung des Mesoderms. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. Würzburg.

—— 1889. Theorie des Mesoderms. I. Morph. Jahrb. 15.

—— 1892. Theorie des Mesoderms. II. Morph. Jahrb. 19.

RANVIER, L. 1880. Leçons d'anatomie générale sur le système musculaire. Paris.

—— 1882. Sur la structure des cellules du corps muqueux de Malpighi. C. R. de l'Acad. des Sciences.

—— 1889. Traité technique d'histologie. Paris.

RAWITZ, B. 1895. Über den Einfluß der Osmiumsäure auf die Erhaltung der Kernstrukturen. Anat. Anzeiger. 10.

REICHENOW, E. 1908. Die Rückbildungserscheinungen am Anurendarm während der Metamorphose und ihre Bedeutung für die Zellforschung. Arch. f. mikr. Anatomie. 72.

REGAUD, C. et MAWAS, J. 1909. Sur la structure du protoplasme (ergastoplasme, mitochondries, grains de ségrégation) dans les cellules des canaux excréteurs et dans les cellules séro-zymogènes des acini de quelques glandes salivaires de Mammifères. C. R. de l'Assoc. des Anatomistes. Nancy.

REGAUD et FAVRE. 1909. Démonstration de mitochondries dans les fibres musculaires striées. C. R. de l'Assoc. des Anatomistes. Nancy.

RENAUT, J. 1877. Note sur les disques accessoires et les disques minces dans les muscles striés. C. R. de l'Acad. des Sciences.

—— 1893. Traité d'Histologie pratique. Paris.

RETZIUS, G. 1881. Zur Kenntnis der quergestreiften Muskelfaser. Biol. Unters.

—— 1890. Muskelfibrille und Sarkoplasma. Biol. Unters.

—— 1909. Die Spermien der Säugetiere. Biol. Unters. Bd. 14.

REUTER, K. 1900. Über die Rückbildungserscheinungen am Darmkanal der Larve von Alytes obstetricans. II. Mikroskopische Untersuchung der Organveränderungen. Anat. Hefte. 15.

ROLLETT, A. 1888. Über die Flossenmuskeln des Seepferdchens (Hippocampus antiquorum) und über Muskelstruktur im allgemeinen. Arch. f. mikr. Anatomie.

ROULE, L. 1891. Etude sur le développement et la structure du tissu musculaire. Thèse de Paris.

RUTHERFORD, 1897. On the structure and contraction of striped muscular fibre. Journ. of Anat. and Phys. 31.

Schäffer, J. 1893. Beiträge zur Histologie und Histogenese der quergestreiften Muskelfasern des Menschen und einiger Wirbeltiere. Sitz.-Ber. d. K. Akad. der Wiss. Wien. Math. Naturw. Kl. 102.

Schlater, G. 1905. Histologische Untersuchungen über das Muskelgewebe. I. Die Myofibrille des Hühnerembryos. Arch. f. mikr. Anatomie. 65.

—— 1907. II. Die Myofibrillen des embryonalen Hühnerherzens. Arch. f. mikr. Anatomie. 69.

Schneider, K. 1902. Vergleichende Histologie der Tiere. Jena.

Schockaert, A. 1908. Nouvelles recherches comparatives sur la texture et le développement du myocarde chez les Vertébrés. Arch. de Biol. 24.

Schridde, H. 1906. Die Protoplasmafasern der menschlichen Epidermiszellen. Arch. f. mikr. Anatomie. 67.

Sjövall, E. 1906. 1. Ein Versuch, das Binnennetz von Golgi-Kopsch bei der Spermato- und Ovogenese zu homologisieren. Anat. Anzeig. 28.

—— 1906. 2. Über Spinalganglienzellen und Markscheiden. Anat. Hefte. 30.

Smirnow, A. E. von. 1907. Über die Mitochondrien und den Golgischen Bildungen analoge Strukturen in einigen Zellen von Hyacynthus orientalis. Anat. Hefte. 32.

Takaki, K. 1907. Die Stäbchenstruktur der Nieren. Arch. f. mikr. Anat. 70.

Tellyeniczky, K. von. 1905. Ruhekern und Mitose. Untersuchungen über die Beschaffenheit des Ruhekerns und über den Ursprung und das Schicksal des Kernfadens, mit besonderer Berücksichtigung der Wirkung der Fixierungsflüssigkeiten. Arch. f. mikr. Anatomie. 66.

Thulin, J. 1908. Muskelfasern mit spiralig angeordneten Säulchen. Anat. Anzeiger. 33.

Tourneux, F. 1892. Sur les modifications structurales que présentent les muscles jaunes du dytique pendant la contraction. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. 28.

Van der Stricht, O. 1909. La structure de l'œuf des Mammifères (chauve-souris, Vesperugo nectula). 3e Partie. Bruxelles.

Vecchi, A. 1909. Di una fine particolarita di struttura della cellula deciduale Anat. Anzeiger. 34.

Vejdovsky, F. 1907. Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung. Königl. Böhm. Gesellsch. der Wiss. Prag.

Veratti, 1902. Sur la fine structure des fibres musculaires striées. Arch. ital. de Biologie, 37 et R. Ist. Lomb. di sc. e lett.

Voinov, D. N. 1903. La spermatogenèse d'été chez le Cybister Roeselii. Arch. de Zool. expérimentale.

Wagener, G. R. 1880. Über die Entstehung der Querstreifen auf den Muskeln und die davon abhängigen Erscheinungen. Arch. f. Anat. und Phys. Anat. Abt.

—— 1882. Die Entstehung der Querstreifen auf den Muskeln. Arch. für Phys. des Menschen und der Tiere. 30.

Waldeyer, W. 1902. Die Geschlechtszellen. Handbuch der vergl. und exper. Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere, herausgeg. von O. Hertwig. Bd. 1. 1. Teil.

Wassilieff, A. 1907. Die Spermatogenese von Blatta germanica. Arch. f. mikr. Anatomie. 71.

WIEMANN, H. L. 1907. The relation between the cytoreticulum and the fibril bundles in the heart muscle cell of the chick. Amer. Journ. of Anatomy. 6.

WINIWARTER, H. VON. 1900. Recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des Mammifères (lapin et homme). Arch. de Biologie. 17.

Explication des Figures.

Toutes les figures ont été exécutées à l'aide de l'appareil à dessiner d'ABBE. Objectif apochromatique à immersion ZEISS, 2 mm., ap. 1,30. Projection à la hauteur de la platine du microscope. Eclairage à la lumière artificielle (bec AUER).

Technique. Fixation: figures 14, 15, 16, 18, 19 et 21, liquide de FLEMMING (formule de BENDA) et traitement ultérieur d'après BENDA. Les autres: liquide de FLEMMING additionné de Na Cl (v. p. 4).

Coloration: méthode de BENDA.

Planche XXVIII.

Fig. 1. Coupe transversale passant par la partie postérieure de la ligne primitive d'un embryon de 19 heures environ. Oculaire 4.

Fig. 2. Quelques cellules de l'ectoblaste du même embryon. Oc. 12.

Fig. 3. Quelques cellules du mésoblaste du même embryon. Oc. 12.

Fig. 4. Du même embryon: cellules de l'endoblaste. Oc. 12.

Fig. 5. Coupe transversale passant par la région du cœur d'un embryon receuilli à la 40e heure de l'incubation (11—12 somites). La partie moyenne de l'ébauche cardiaque n'a pas été représentée. Oc. 4.

s. n. = système nerveux. *v.* = vaisseau. *int.* = cavité intestinale. *c.* = cœur.

Fig. 6. Quelques cellules d'un ganglion spinal (stade bipolaire), entourées de cellules du mésenchyme. Embryon de 5 jours 1/2. Oc. 8.

p. = prolongement périphérique. *c.* = prol. central.

Fig. 7. Du même embryon. Coupe transversale d'un canalicule du corps de WOLFF. Oc. 8.

Fig. 8. Plexus nerveux sous-épidermique et cellules du mésenchyme chez un embryon de 8 jours 1/2. Oc. 8.

Fig. 9. Cellule cartilagineuse de l'ébauche d'une patte du même embryon. Oc. 12.

Planche XXIX.

Fig. 10. Embryon de 9 jours 1/2. Cellules du mésenchyme et paroi endothéliale d'un vaisseau sanguin. En bas, un globule rouge. Oc. 8.

Fig. 11. Coupe perpendiculaire de l'épiderme du même embryon. Oc. 8.

Fig. 12. Epiderme et feuillet musculo-cutané (région moyenne du tronc), en coupe frontale, chez un embryon de 60 heures. Oc. 4.

Fig. 13. Un myoblaste du même embryon, pris un peu en avant de la figure précédente. Oc. 8.

Fig. 14. Epiderme et feuillet musculo-cutané chez un embryon de 76 heures. Coupe frontale. Oc. 4.

Fig. 15. Un myoblaste dn même embryon. Oc. 8.

Fig. 16. Coupe frontale d'un myotome chez un embryon de 96 heures. Le feuillet cntané est entièrement transformé en mésenchyme. Oc. 4.

scl. = sclérotome.

Fig. 17. Le fenillet musculo-cutané en coupe transversale, chez un embryon de 76 heures (figure prise dans la moitié postérieure du tronc). Le feuillet muscnlaire n'est pas encore entièrement constitué. Oc. 4. *scl.* = sclérotome.

Fig. 18. Embryon de 124 heures: coupe frontale. Début de la disparition de la métamérie. Oc. 8.

v. = vaisseau segmentaire intermyotomal. *scl.* = sclérotome.

Fig. 19. Coupe transversale du feuillet musculaire chez un embryon de 87 heures, montrant l'envahissement de ce feuillet par des cellules provenant du feuillet cntané. Oc. 6.

scl. = sclérotome.

Planche XXX.

Fig. 20. Deux fibres musculaires embryonnaires accolées. Chondriosomes et fibrilles homogènes. Embryon de 8 jours $^1/_2$. Oc. 18.

Fig. 21. Premier stade de différenciation des fibrilles homogènes. Embryon de 124 heures. Figure prise dans la partie moyenne (région des noyanx) d'un myotome. Oc. 18.

Fig. 22. Stade ultérienr de la différenciation des fibrilles homogènes. Portion nucléée d'une fibre musculaire embryonnaire. Chondriosomes. Embryon de 5 jours $^1/_2$. Oc. 18.

Fig. 23. Myofibrilles entièrement différenciées et chondriosomes dans une fibre mnsculaire d'embryon de 8 jours $^1/_2$. Mise au point sur la surface de la fibre. Oc. 18.

Fig. 24. Muscle de poulet adulte. Mise au point sur la surface de la fibre. Oc. 18.

Fig. 25. Coupe tangentielle de la paroi myocardique d'nn embryon âgé de 60 heures. Chondriosomes et myofibrilles à différents stades. Oc. 18.

Fig. 26. Coupe longitudinale d'une travée cardiaque. Embryon de 87 heures. Au milieu, le syncytium myocardique avec des chondriosomes, accumulés surtont autour des noyaux, et des fibrilles complètement différenciées. De part et d'autre, les cellules plates de l'endocarde avec leurs chondriosomes. Oc. 18.



Über die Spermatogenese des Dicrocoelium lanceatum Stil. et Hass. (Distomum lanceolatum).

Von

Max Dingler.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Würzburg.)

Hierzu 4 Textfiguren und Tafel XXXI—XXXIV.

Inhalt.

Seite

I. Material und Technik 673

II. Topographie und allgemeiner Verlauf der Spermatogenese 674

Topographie 674

Verlauf der Spermatogenese ohne Rücksicht auf die feineren Kernverhältnisse 675

a) Literatur 675

b) Eigene Beobachtungen 677

III. Das Verhalten des Chromatins 684

A. Die Zellteilungen in der peripheren Wandschicht 684

B. Die Kerne der Spermatocyten I. Ordnung bis zur Teilung . . . 688

C. Die Reifungsteilungen 694

IV. Die Mitochondrien 698

V. Vergleich mit der Oogenese (Goldschmidt) und Zusammenfassung . 705

Die vorliegende Untersuchung, die ich auf Veranlassung von Herrn Professor Boveri unternahm, sollte sich ursprünglich auf die Reifungsvorgänge sowohl der männlichen als der weiblichen Geschlechtszellen des bekannten *Distomum lanceolatum*, das auf Grund der Nomenklaturregeln neuerdings als *Dicrocoelium lanceatum* (Stil. et Hass.) bezeichnet wird, erstrecken. Da jedoch um die Zeit, als ich sie in Angriff nahm, die Arbeit Goldschmidts (12) über die

Oogenese erschien, habe ich mich auf die Bearbeitung der Spermatogenese beschränkt und meine Befunde zum Schlusse mit denen Goldschmidts am weiblichen Geschlecht verglichen.

Der Vorteil, den die leichte und reichliche Beschaffung des Objekts in lebendem Zustande bietet, wird für die cytologische Bearbeitung in gewissem Grade wieder aufgehoben durch die geringe Zellengröße und die ziemlich beträchtliche Zahl der Chromosomen (20 bzw. 10). Dagegen ermöglichen die topographischen Verhältnisse des Hodens und das Vorhandensein regelmäßiger Zellgruppen von konstanter Zellenzahl die sichere Beantwortung mancher wichtigen Fragen.

An dieser Stelle möchte ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Boveri, den verbindlichsten Dank für die Anregungen und Ratschläge, die er mir während der Arbeit zuteil werden ließ, aussprechen.

I. Material und Technik.

Das Material zu meinen Untersuchungen stammt von frischgeschlachteten Schafen aus dem Würzburger Schlachthaus und wurde in der ersten Zeit nach kurzem Transport in physiologischer Kochsalzlösung, späterhin aber direkt aus der Leber des eben geschlachteten Tieres in die Konservierungsflüssigkeit gebracht.

Als solche gab, sowohl für Schnittpräparate als für Aufstrichpräparate des losen Hodeninhalts, das schwache Flemmingsche Gemisch mit darauffolgender Eisenhämatoxylinfärbung nach Heidenhain die besten Resultate. Dieses Verfahren wurde daher auch fast ausschließlich angewandt. Um jedoch Täuschungen durch die bei der Eisenhämatoxylinmethode vorkommende konzentrische Entfärbung zu begegnen, wurde nebenher eine Reihe von Objekten in andern Flüssigkeiten, nämlich Alkohol, Sublimat-Eisessig, Pikrin-Essigsäure konserviert und mit Hämalaun, Boraxkarmin oder Safranin gefärbt.

Die Aufstrichpräparate wurden nach folgender Methode hergestellt: Den Tieren werden auf dem Objektträger in einem Tropfen physiologischer Kochsalzlösung die Hoden mit zwei Nadeln geöffnet; der Hodeninhalt quillt hiedurch nach außen — und zwar (worauf ich im II. Kapitel noch zurückkommen werde) nur die Elemente vom Stadium der Spermatocyten erster Ordnung an. Dann wird der Objektträger mit dem Tropfen nach unten über ein Osmiumsäure enthaltendes Schälchen gelegt und nahezu bis zum Eintrocknen den

Säuredämpfen ausgesetzt, da sonst die in dem Tropfen suspendierten Elemente bei der weiteren Behandlung (Konservieren in FLEMMINGscher Flüssigkeit, Wässern, Färben mit Eisenhämatoxylin) zu leicht wieder abgeschwemmt werden.

Ein auf diese Weise hergestelltes Präparat brachte auch die Mitochondrien der Samenelemente am besten zur Anschauung, während die umständliche, zuerst von BENDA (2) angegebene und von MEVES und DUESBERG (33) in etwas modifizierter Form mitgeteilte Mitochondrienfärbung mit Kristallviolett und sulfalizarinsaurem Natron keine brauchbaren Resultate gab. Neuerdings wendet übrigens auch MEVES (32) wieder die Eisenhämatoxylinfärbung zur Darstellung der Mitochondrien an.

II. Topographie und allgemeiner Verlauf der Spermatogenese.

Topographie.

Betrachtet man ein Schnittpräparat durch einen Hoden des *Distomum lanceolatum*, so fällt die Verschiedenheit zwischen der centralen Partie des Inhalts und den äußeren, der Hodenwandung anliegenden Zellschichten auf. Während diese fast durchweg aus einander sehr ähnlichen Zellen mit meist ruhenden Kernen bestehen, ist der innere Teil des Hodens angefüllt mit verschiedenartigen Zellgruppen, welche sich aus 8, 16 oder 32 Einzelelementen zusammensetzen. Daneben finden sich fertige Spermien in großer Menge zwischen die Zellgruppen verstreut. In den 32zelligen Gebilden haben wir Spermatidenbündel, in den 16zelligen solche von Spermatocyten II. Ordnung und in den achtzelligen von Spermatocyten I. Ordnung vor uns.

Die früheren Entwicklungsstadien verlaufen in der bereits erwähnten Wandschicht, die bei jüngeren Tieren noch mehrere Reihen ausmacht und einen großen Teil des ganzen Hodens einnimmt, bei älteren jedoch meist bis auf eine einzige Zellenlage reduziert ist. Hat der Hoden eine stark gelappte Form, so bleiben in den Lappen — ihrer größten Entfernung vom Centrum entsprechend — die Zellmassen in Form von Polstern, die der Hodenwandung innen aufliegen, am längsten erhalten. Die Zellen eines solchen Polsters, die in der überwiegenden Mehrzahl ruhende Kerne zeigen, stellen ohne Zweifel verschiedene, durch Teilung auseinander hervorgegangene Generationen dar. Ich möchte sie ganz indifferent »Ursamenzellen«

nennen. Durch eine letzte derartige Teilung müssen schließlich Zellen entstehen, deren jede zum Ausgangspunkt für ein Bündel von 32 Spermien wird. Diese Zellen, die allerdings keinen wahrnehmbaren Unterschied von den Ursamenzellen aufweisen, will ich als Spermatogonien I. Ordnung bezeichnen.

Hier und dort heben sich nun aus dem indifferenten Zellpolster zweizellige und vierzellige Gruppen ab, welche den Zusammenhang ihrer einzelnen Zellen nicht mehr aufgeben. Sie müssen die Ausgangspunkte für die im Lumen freiliegenden mehrzelligen Gruppen bilden und wären entsprechend als Spermatogonien II. Ordnung (zweizellig) und Spermatogonien III. Ordnung (vierzellig) zu bezeichnen.

Im Verlauf einer weiteren Teilung, also zwischen dem vier- und achtzelligen (Spermatocyten I. Ordnung) Stadium, findet anscheinend die Loslösung und der Übertritt ins Hodenlumen statt.

Der Unterschied zwischen der Wandschicht und den in ihr sich differenzierenden vierzelligen Gruppen einerseits und den freien Zellgruppen des Hodenlumens andrerseits wird besonders anschaulich an Schnittpräparaten, in denen sich die ganze Masse der freien Elemente auf einen Haufen nach der Mitte hin zusammengezogen hat, so daß ein Zwischenraum zwischen ihr und den festsitzenden Randpolstern entsteht. Damit ist auch die Erklärung gegeben, weshalb in den Aufstrichpräparaten, die durch Aufzupfen der Hoden hergestellt sind, sich nur die Entwicklungsstadien nach der letzten Spermatogonienteilung finden. Ausnahmsweise kann freilich durch die Nadel ein Lappen der Randschicht mit herausgerissen werden.

Verlauf der Spermatogenese ohne Rücksicht auf die feineren Kernverhältnisse.

a) Literatur.

Der erste Forscher, der die Spermatogenese der Trematoden zum Gegenstand einer speziellen Untersuchung machte, war Monticelli (34) 1892.

Vor ihm[1]) gab Lorenz (27) kurze Mitteilungen über die Samenentwicklung der Gattungen *Axine* und *Microcotyle.*

---

[1]) Von den bei Monticelli zitierten Arbeiten sind mir nicht sämtliche zugänglich gewesen. Ich führe sie daher der Vollständigkeit halber aus seinem Literaturüberblick an.

Sommer (43) deutet in einer Arbeit über die Anatomie des Leberegels die Zellgruppen im Hoden als einheitliche Plasmamassen.

Kerbert (23) bearbeitet ein in der Lunge eines Königstigers gefundenes neues *Distomum* (*D. Westermanni*) und gibt auch eine kurze Beschreibung der männlichen Geschlechtsorgane. Er unterscheidet mit von La Valette Saint George zwischen einem peripheren »Keimlager« und mehr central gelegenen vielkernigen Gebilden, »Spermatogemmen.«

Seine Angaben stimmen im wesentlichen mit denen von Fischer (8), Weber (46) und Looss (26) über andre Trematodenarten überein.

Schwarze (42) findet bei *Distomum endobolum* als höchste Zahl der Kerne in den Spermatogemmen 16, deren jeder ein Spermatozoenköpfchen liefert. Die aus einer solchen Spermatogemme hervorgehenden, zu einer »Locke« vereinigten Samenfäden sollen ihren Zusammenhang auch beim späteren Transport noch bewahren.

Poirier (35) macht einige Angaben über die Spermatogenese von *Distomum clavatum* und *D. insigne.*

R. Ramsay-Wright und Macallum (37) waren die ersten, welche den karyokinetischen Vorgang in der Spermatogenese der Trematoden beobachteten.

Heckert (20) findet in den Cercarien des *Distomum macrostomum*, schon wenige Tage nach der Einführung in das Wirttier, die ersten reifen Spermatogemmen.

Hier schließt sich die erwähnte Arbeit von Monticelli an. Er weist nach, daß es sich in den »Spermatogemmen« nicht um vielkernige, einheitliche Plasmamassen handelt, sondern um Zellenbündel, deren Einzelindividuen während der ganzen Entwicklung vollständig erhalten bleiben, und schlägt deshalb dafür den Namen Spermatomorula vor, den von Graff (17) bereits für die Turbellarien forderte. Ein eigentlicher Cytophor, wie er bei andern Würmergruppen beschrieben worden, sei nicht vorhanden, es könnte ihm höchstens die centrale Stelle, an welcher sich die Zellenstiele treffen, verglichen werden. In den späteren (vielzelligen) Stadien zwar werden die Zellgrenzen oft undeutlicher, so daß es scheinen könnte, als ob die Stiele der birnförmigen Zellen in eine gemeinsame centrale Plasmamasse eingebettet seien. Ebensowenig wie eine solche trete in den Bündeln normalerweise ein centraler Hohlraum auf. Nach der letzten Teilung stellen die Einzelzellen der Spermatomorula die Spermatiden dar, deren Zahl Monticelli nicht mehr feststellen konnte. Die Spermatiden werden durch Streckung des Kerns und

Auswachsen des Cytoplasmas in einen Schwanzfaden zu Spermatozoen. Auch jetzt besteht noch ein Zusammenhang, der durch den Zerfall der protoplasmatischen Vereinigungsstelle im Centrum des Bündels gelöst wird. Die hierdurch freiwerdenden Spermien eines Bündels aber legen sich parallel nebeneinander und führen so, zu einer »Locke« vereinigt, gemeinsam ihre Bewegungen aus. Einen Nebenkern hat Monticelli nicht beobachtet. Er hält ihn nicht für einen wesentlichen Bestandteil des Spermatozoons und nimmt an, daß er den Trematoden, wie allen parasitischen Plathelminthen, fehlt.

Auglas und de Ribaucourt (1) machen kurze Angaben über den ♂ Geschlechtsapparat des *Distomum lanceolatum*. Nach ihnen sollen die einzelnen Zellen in den »Rosetten« nicht gegeneinander abgegrenzt sein, sondern eine Art Syncytium bilden. In dieser Arbeit finden sich auf einer Zeichnung des Hodeninhalts auch die typischen Restkörper als »masses de rebut, ne participant pas à l'évolution génitale«.

b) Eigene Beobachtungen.

Die bereits erwähnten Zellen, welche die peripheren Partien des Hodens einnehmen, liegen während der Kernruhe dicht aneinandergepreßt und sind infolgedessen polygonal abgeplattet (Fig. 1).

Neben ihnen finden sich in der Wandschicht einerseits vereinzelte auffällig große Zellen, andrerseits Haufen von kleinen, mit Eisenhämatoxylin intensiv färbbaren Kugeln.

Die Kerne der großen Zellen (Fig. 2), deren Plasmakörper meist nur als eine dünne Schicht um die sehr deutlich hervortretende Kernmembran zu erkennen ist, sind von einem mehr oder minder ausgeprägten Netzwerk durchsetzt und enthalten einen runden, ziemlich gleichmäßig tiefgefärbten Nucleolus. Sie übertreffen an Größe die Kerne der Ursamenzellen im Durchmesser etwa um das Zweieinhalb- bis Dreifache. Während sie nicht in jedem Hoden anzutreffen sind, findet man Kerne, die sich von ihnen nicht (oder höchstens durch geringere Größe) unterscheiden, in dem den Hoden umgebenden Parenchym weit häufiger. Aber auch jene innerhalb des Hodens liegenden Zellen bleiben immer mit deren Wand in Berührung. Als auffallend möchte ich erwähnen, daß sie in starkgelappten Hoden fast regelmäßig auf den zwischen den Lappen vorspringenden Zungen des Hodenrandes sitzen. Ihre Bedeutung konnte ich nicht ermitteln. Vielleicht spielen sie eine Rolle bei der Bildung der Hodenwandung; auch an rudimentäre Oocyten, wie sie in den Hoden verschiedener

Tiere (z. B. Arthropoden) gefunden worden sind, könnte gedacht werden.

Die kleinen Kugeln finden sich teils in dichten Haufen unmittelbar am Hodenrand, teils in kleineren Gruppen oder einzeln zwischen die Ursamenzellen verstreut, und zwar in jedem Hoden in mehr oder minder großer Menge. Im Lumen des Hodens trifft man sie nicht.

Ihre Größe ist sehr verschieden, vielfach derjenigen der Nucleolen in den benachbarten Ursamenzellen gleich, vielfach auch weit beträchtlicher (Fig. 1 und 3). Bei genauerer Betrachtung eines dichtgedrängten Haufens solcher Kugeln gewinnt man den Eindruck, daß sie in eine gemeinsame Grundmasse eingebettet sind (Fig. 3), aus welcher sie allem Anschein nach späterhin austreten, um sich zwischen die umliegenden Ursamenzellen zu verbreiten (Fig. 1) und hier wohl als Nährmaterial zu dienen[1]).

Wie oben schon erwähnt, teilen sich die Ursamenzellen mehrmals und liefern so schließlich die Spermatogonien I. Ordnung. Von hier an führen die Teilungen (Spermatogonienteilungen) zu keiner vollständigen Trennung der Zellen mehr, so daß man zuweilen zwei, zuweilen vier benachbarte Zellen im gleichen mitotischen Zustand antrifft, die, wie sich feststellen läßt, miteinander verbunden bleiben (vgl. hierzu die Figuren 27 und 31). Die Einzelelemente eines solchen Vierzellenstadiums erscheinen im allgemeinen größer als die des (vorausgegangenen) Zweizellenstadiums, wenngleich auch Größenschwankungen zwischen verschiedenen Zellen im gleichen Zustand vorkommen[2]).

Beim Übergang vom Zwei- ins Vierzellenstadium findet die Teilung in der Weise statt, daß die Spindelachsen nicht in eine Ebene fallen, sondern zueinander senkrecht stehen, die Spindelpole also wie die Ecken eines Tetraeders zu liegen kommen. Ein solches Teilungs-

---

1) In dieser letzteren Annahme wurde ich ursprünglich auch noch aus folgendem Grunde bestärkt: In Totalpräparaten von *D. lanceolatum*, welche nur mit Boraxkarmin gefärbt sind, zeigen die oben beschriebenen Kugeln und ebensolche, die im Parenchym des ganzen Tieres reich verstreut sind, gleiche glänzend gelbe Farbe wie die Dotterkugeln. Allerdings haben Henneguy (21) und neuerdings Goldschmidt (15) in überzeugender Weise dargelegt, daß diese gar keinen Dotter repräsentieren und deshalb auch nicht der Ernährung des Eies, sondern der Schalenbildung dienen.

2) Figur 31 soll nur die Art und Weise des Zusammenhangs der einzelnen Zellen zeigen. In Bezug auf Form und Größe der Zellen ist das Präparat, welches eine zufällig in den Aufstrich geratene Spermatogoniengruppe darstellt, jedenfalls nicht als normal zu betrachten.

stadium wird sich also meist nach dem in Textfigur 1 oder 2 (entsprechend Fig. 31) dargestellten Modus präsentieren. Durch diese Art der Teilung ist für die späteren Stadien von 8, 16 und 32 Zellen eine günstigere räumliche Anordnung gesichert.

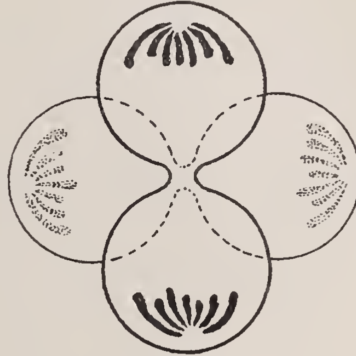
In einem einzigen Falle fand ich eine Spermatogonie auf diesem Stadium, bei der die Kernteilung nicht von einer Einschnürung des Plasmas begleitet war, so daß ein Zellkörper vier Kerne umschloß. Normalerweise aber bleiben die Schwesterzellen nur durch eine gemeinsame Berührungsstelle ihrer Zellstiele miteinander in Verbindung.

Während sich die Kerne des Vierzellenstadiums zu einer neuen

Textfig. 1.



Textfig. 2.



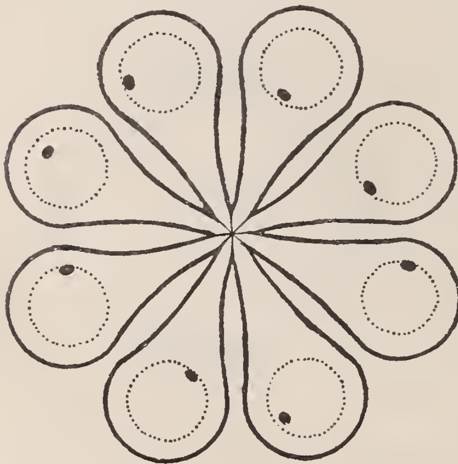
Teilung anschicken, muß die Loslösung der Zellengruppe aus dem peripheren Polster stattfinden.

In der achtzelligen Traube, die also frei im Innern des Hodens liegt, haben wir bereits eine Gruppe von Spermatocyten I. Ordnung vor uns (Fig. 4).

In Aufstrichpräparaten finden sich solche Achtertrauben zuweilen in eine Ebene ausgebreitet und gewähren dann einen Anblick, wie ihn in schematischer Weise Textfigur 3 darstellt. Die einzelnen Zellen haben birnförmige Gestalt; der periphere breite Teil wird fast ganz vom Kern eingenommen, der centrale Teil ist zu einem dünnen Stiel ausgezogen, der mit den Stielen der übrigen Zellen im Mittelpunkt der Traube zusammentrifft. Man findet aber nicht die geringste Andeutung eines Cytophors oder Blastophors, wie er für viele andre Tiergruppen, unter den Würmern, speziell für die Turbellarien (Böhmig 3) und Anneliden (Calkins 5), beschrieben ist.

Die Spermatocyten I. Ordnung gehen durch eine weitere Teilung über in ein Bündel von 16 Spermatocyten II. Ordnung (Fig. 5), die, wenn auch schon etwas schwerer zu erkennen, in bezug auf den Zusammenhang der einzelnen Zellen dieselben Verhältnisse zeigen wie das vorherige Stadium. Auf manchen Präparaten sind die Zellgrenzen nicht mehr sichtbar, so daß Bilder entstehen, die große Ähnlichkeit mit der von CALKINS (l. c.) in Fig. 4 abgebildeten »Spermatogemme« (multinucleate cell) haben. Ferner ist zuweilen die centrale Berührungsstelle der Zellstiele (d. h. eben deren centrale Partien) mehr oder minder blasig aufgetrieben (ähnlich wie in Fig. 31[1])), wodurch das Vorhandensein eines Cytophors vorgetäuscht werden kann. Solche Gebilde finden sich jedoch nur ausnahmsweise und sind ohne Zweifel nicht normal.

Textfig. 3.



Die Spermatocyten II. Ordnung teilen sich abermals und führen so zur Bildung der Spermatiden, die folglich zu je 32 Stück in einem Bündel vereinigt sind (Fig. 6). An Zahl und Größe der einzelnen Zellen läßt sich das jeweilige Stadium bestimmt feststellen.

Auf die Phase der runden Spermatidenkerne folgt die endgültige Umbildung zu den Spermien, welche sich zuerst in einer Streckung der Kerne verrät. In Fig. 7 zeigen die Kerne, die gleichzeitig der äußeren Zellwand näher gerückt sind, bereits Eiform mit einem abgerundeten peripheren und einem mehr zugespitzten centralen Pol.

Die Hauptmasse der einzelnen Zellen selbst hat sich unterdessen mehr vom Centrum zurückgezogen, so daß tatsächlich ein centraler Hohlraum entstanden ist. Die Zellstiele, deren Verbindung im Mittelpunkt der Spermatomorula jedoch erhalten bleibt, sind dadurch zu unscheinbaren Plasmabrücken geworden, wie sich auf Schnitten (Fig. 7 und 8) erkennen läßt. Auch in Fig. 6, die einem Aufstrich-

---

1) Siehe Fußnote auf Seite 315.

präparat entnommen ist, ist bereits ein centraler Hohlraum bemerkbar.

Im weiteren Verlauf strecken sich die Kerne mehr und mehr in die Länge (Fig. 8 im Schnitt und Fig. 9 im Totalpräparat).

Während der stumpfe Kernpol der Zellperipherie immer näher rückt, beginnt sich hier die Zellwand in Form einer kleinen Haube auszustülpen, die mehr und mehr zu einer langen Röhre auswächst. In Fig. 9 sind die Hauben bereits deutlich erkennbar, in Fig. 6 finden sich die ersten Andeutungen davon (vgl. hiezu auch die Figuren 76—79 u. 91—96). Übergänge zwischen der Form der Figuren 77 u. 94 und den langen Röhren (Fig. 78 u. 95) habe ich nicht beobachtet. Es scheint also dieses Wachstum von einem bestimmten Punkt an ungemein rasch zu erfolgen.

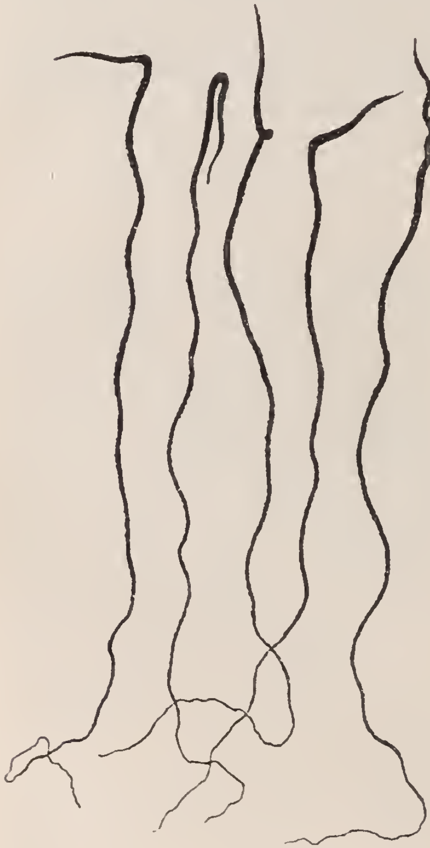
Die Streckung der Kerne schreitet unterdessen immer weiter fort und führt erst, da die Zellräume nicht mehr genügend Platz bieten, zu einer Krümmung (Fig. 8) und schließlich zu einer Aufrollung des centralen Teiles in mehreren Windungen, während der periphere Teil gestreckt bleibt. Allerdings zeigen die Präparate in einem bestimmten Stadium regelmäßig die auffällige Erscheinung, daß die meisten der Kerne geradegestreckt in den centralen Hohlraum hineinragen, wobei sie höchstwahrscheinlich in die immer noch erhaltenen Plasmabrücken eingeschlossen sind (Fig. 10). Da jedoch die Bedeutung einer derartigen Streckung beim völligen Mangel eines centralen Cytophors nicht einzusehen wäre, da ferner das Aufrollen der Kerne in den vorausgehenden Stadien (Fig. 8) bereits seinen Anfang nimmt und in den nachfolgenden (Fig. 12 und 13) deutlich ausgeprägt ist, handelt es sich hier wohl um eine künstliche Veränderung bei der Fixierung, zu der die Kerne auf einem bestimmten Stadium besonders geneigt zu sein scheinen.

Ein Totalpräparat, welches zwar nicht das Cytoplasma, aber durch seine Ausbreitung in einer Ebene besonders klar die 32 Kerne eines Spermatidenbündels zeigt, gibt Fig. 11 wieder. Hieran schließt sich das Stadium, das Fig. 12 in einem Schnitt darstellt. Der centrale Teil der Kerne ist in mehreren Windungen aufgerollt, der periphere dagegen bereits auf eine beträchtliche Länge (siehe die beiden unteren Zellen) in die plasmatischen Röhren hineingewachsen, die zwar auf diesem Schnitt nicht zu sehen sind.

An solchen Stadien ist auch zu erkennen, daß die sich streckenden Teile der Kerne (sowie die protoplasmatischen Röhren) alle mit dem Einstellen in eine Richtung beginnen, eine Veränderung, die in

Fig. 13 im Gange ist und in Fig. 14, einem Stadium kurz vor dem Freiwerden der Spermien, ihre Vollendung erreicht hat. Die Kerne haben sich indessen zu einer mehr als sechsfachen Länge des Durchmessers einer Zelle gestreckt; an ihrem äußeren Ende beobachtet man lange, zarte plasmatische Fortsätze, offenbar die zukünftigen Schwanzfäden der Spermien. Die Windungen des centralen Kernteiles sind infolge des Vordringens in die Plasmaröhren größtenteils wieder geschwunden.

Textfig. 4.



Die nächste Veränderung, die nun eintritt, ist das Freiwerden der Spermien aus ihren Zellkörpern. Dieses scheint für die 32 Individuen annähernd zu gleicher Zeit stattzufinden, da man keine Traube antrifft, welche noch einen Rest von Samenfäden enthält, von den übrigen aber bereits verlassen ist. Die Angaben Schwarzes (l. c.), Monticellis (l. c.) u. a., daß die sämtlichen Spermien einer Traube in Form eines Bündels (»Locke«) auch nach ihrem Freiwerden, ja sogar bis zur Befruchtung ihren Zusammenhang bewahren, bestätigen sich jedoch bei Betrachtung des lebenden Hodeninhalts von *Distomum lanceolatum* nicht. Freie Spermien habe ich niemals in Bündeln, sondern stets einzeln gefunden. Vielleicht handelt es sich in den geschilderten »Locken« um entleerte Restkörper, vielleicht auch um Stadien wie Fig. 14, wo die Kerne noch in ihren Zellkörpern stecken. Irgendwelche Bewegung ist aber an diesen Stadien nicht zu beobachten, im Gegensatz zu den isolierten Spermien, welche sich sehr lebhaft und in charakteristischer Weise bewegen.

Ihre Form ist eine äußerst dünne und lange, mit verbreitertem Vorderabschnitt. Sie läßt weder im Leben noch bei den gewöhnlichen Färbungen eine Abgrenzung des ungemein langgestreckten Kopfteiles von dem Schwanzfaden, ebenso auch kein Mittelstück erkennen. Häufig, fast regelmäßig, ist das Spermium ungefähr an der breitesten Stelle abgeknickt. Dabei kann der vordere (kurze) Abschnitt mit dem hinteren einen rechten Winkel einnehmen oder ihm vollständig anliegen, ja sogar unter Bildung einer Schleife fast wieder in die Richtung nach vorn zurückkehren (Textfigur 4).

Das ganze Spermium führt lebhaft schlängelnde Bewegungen aus, und zwar jener vordere, kleinere Abschnitt schneller und in kürzeren Wellen als der übrige Teil. Ich habe die reifen Samenfäden nicht weiter untersucht und daher nur das bei ihrer Betrachtung sofort ins Auge Fallende hier kurz beschrieben.

Ein merkwürdiges Gebilde ist der protoplasmatische Restkörper, den die austretenden Spermien zurücklassen. Es handelt sich hier nicht nur, wie MONTICELLI (l. c.) angibt, um die unscheinbare centrale Plasmamasse am Vereinigungspunkt der Samenelemente, durch deren Zerfall dieser Zusammenhang gelöst würde, sondern was zurückbleibt, ist die vollständige Morula der plasmatischen Zellkörper samt den röhrenförmigen, nach Art einer »Locke« in eine Richtung gestellten und dicht aneinanderliegenden Fortsätzen. Ein solcher eben verlassener Restkörper aus einem Aufstrichpräparat ist in Fig. 15 dargestellt. In der Nähe dieses Objektes lassen sich auf dem Präparat die 32 bereits aus dem Verband einer Locke gelösten Spermien zählen. Mit ihren Köpfen sind sie meist noch den Röhrenenden des Restkörpers zugekehrt, wodurch die Annahme, daß sie mit den Schwanzfäden voran, also gewissermaßen rückwärtsgehend, den Restkörper verlassen, an Wahrscheinlichkeit gewinnt. Um sich das Austreten der relativ dicken Spermienköpfe aus den äußerst dünn auslaufenden Röhren erklären zu können, muß man eine große Dehnbarkeit des Plasmas annehmen.

An Fig. 15 fallen die zwei Windungen des Röhrenbündels auf.

In einem derartigen frisch verlassenen Gebilde ist auch jetzt noch die Individualität der Plasmakörper der einzelnen Zellen vollständig gewahrt. Fig. 18 zeigt bei stärkerer Vergrößerung einen Schnitt durch einen solchen Restkörper. Das Röhrenbündel ist hier nicht zu sehen, da es senkrecht zur Schnittebene liegt. Es verrät sich nur bei den meisten der Zellen durch die eben angeschnittene Röhrenbasis. Die Zellgrenzen sind noch vollkommen deutlich er-

kennbar. Selbst von den radiären Plasmabrücken finden sich noch Spuren im centralen Hohlraum.

Jetzt erst beginnt dieser Körper zu einem einheitlichen Klumpen zusammenzuschmelzen, der erst noch in schwachen Andeutungen (Fig. 16), später gar nicht mehr die einzelnen Zellen, aus denen er bestand, erkennen läßt. Das Röhrenbündel bleibt während dieser Umwandlungen noch eine Zeitlang unverändert mit der Hauptmasse des Restkörpers in Verbindung und wird schließlich abgestoßen, so daß man auf diesem Stadium den Plasmaklumpen häufig von einem Gewirr einzelner Röhren umgeben sieht. Späterhin tritt eine deutliche Körnelung auf (Fig. 17), die immer ausgeprägter wird und endlich den Zerfall des ganzen Gebildes in eine Menge kleiner Körner zur Folge hat.

III. Das Verhalten des Chromatins.

A. Die Zellteilungen in der peripheren Wandschicht.

Die Teilungen der Ursamenzellen und Spermatogonien bei *Distomum lanceolatum* stimmen im großen und ganzen mit dem überein, was von den entsprechenden Vorgängen bei andern Würmern bereits beschrieben ist. Da außerdem diese Teilungen, die früheren und späteren, unter sich in gleicher Weise verlaufen, will ich mich in ihrer Darstellung an der Hand von Bildern der wichtigsten Stadien kurz fassen.

Die polygonalen Zellen der »Randpolster« zeigen in überwiegender Mehrheit ruhende Kerne; Teilungsstadien finden sich nur selten. Die etwas ovalen Kerne im Ruhestadium nehmen einen großen Teil der ganzen Zelle ein; sie werden durch Eisenhämatoxylin schwach gefärbt und lassen außer dieser einheitlichen grauen Tinktion zahlreiche kleine, unregelmäßige Bröckchen erkennen, die meist der Kernmembran anliegen (Fig. 19 und 20).

Im Kern befinden sich ferner ein bis zwei Nucleolen. Es ist auffallend, wie regelmäßig oft ein bestimmter Komplex eines Spermatogonienpolsters nur Kerne mit einem Nucleolus aufweist, während ein andrer nur Kerne mit zwei Nucleolen enthält. Allerdings finden sich dann auch wieder Partien, in denen die beiden Formen regellos nebeneinander vorkommen. Wo ein Nucleolus vorhanden ist, ist er im allgemeinen größer als einer der beiden Nucleolen aus den andern Kernen. Die zwei Nucleolen eines Kerns sind selten von ganz gleicher Größe; der größere von ihnen hat eine gleichmäßiger runde

Form, während der kleinere, zumal bei beginnender Aktivität des Kerns (vgl. Fig. 22 und 23), oft einen ganz formlosen Brocken darstellt und sich nur durch seine Größe von den erwähnten Chromatinknötchen unterscheidet. Ein verschiedenes Stadium des Kerns stellt der Besitz von einem oder zwei Nucleolen nicht dar, da sich beide Möglichkeiten auch späterhin auf verschiedenen Stufen der Vorbereitung zur Teilung finden. Wahrscheinlich ist dagegen, daß bei zwei Nucleolen die Auflösung des einen (größeren) erst erfolgt, wenn der andre (kleinere) bereits verschwunden ist.

Die erste Veränderung des aus der Ruhe tretenden Kerns wird bemerkbar durch die Größenzunahme der Chromatinbröckchen, wobei die zwischen ihnen liegenden Partien sich bedeutend aufhellen (Fig. 21) Bald erkennt man eine deutliche Anordnung der chromatischen Massen zu Bändern, die anfangs noch aus dickeren und dünneren Teilen in unregelmäßigem Wechsel bestehen (Fig. 22), schließlich aber immer einheitlichere Gestalt annehmen; freilich läßt auch diese noch lange die Zusammensetzung aus einzelnen aneinandergereihten Teilchen erkennen. Auf Fig. 23 scheint auch die Auflösung des kleineren Nucleolus bereits in Angriff genommen zu sein, während der größere nur deshalb einen so unregelmäßigen Eindruck macht, weil mehrere Chromatinbrocken in seiner nächsten Nähe bzw. dicht unter und über ihm liegen.

Fig. 24, welche ebenfalls noch einen ganz intakten großen Nucleolus enthält, zeigt die ausgebildeten, in mehrere Schleifen gelegten Chromatinfäden, die aber immer noch schwach ihre Zusammensetzung aus einzelnen Körnern erkennen lassen. Es besteht jedoch kein kontinuierlicher Faden, wie dies auch aus der Figur ersichtlich ist. Andrerseits aber sind nicht so viele Einzelschleifen festzustellen, als der Zahl der später aus den Fäden sich bildenden Chromosomen entsprächen. Dasselbe gilt für das folgende Stadium, das in Fig. 25 dargestellt ist. Die Fäden haben sich beträchtlich kontrahiert und sind dadurch dicker geworden, doch bemerkt man dazwischen besonders dünne Stellen, die jedenfalls bei weiterer Kontraktion zum Durchreißen führen. (Das ganz oben horizontal verlaufende Band zeigt eine solche Stelle.)

Spuren einer Längsspaltung der Fäden habe ich zu dieser Zeit nie finden können. Der Nucleolus ist jetzt vollständig geschwunden.

Der Kern hat seit Beginn dieser Veränderungen an Größe bedeutend zugenommen und auf dem jetzigen Stadium (Prophase Fig. 25 und 26) seine größte Ausdehnung erreicht. Zugleich ist er aus seiner

rundovalen in eine deutlich ovale Form übergegangen. Auch die Zelle selbst hat mehr und mehr die polygonale Form verloren und eine ovale angenommen. Die Zellen, die in den Polstern fest aneinandergepreßt sind, geben also jeweils während der Teilung die enge Berührung mit ihren Nachbarzellen auf. Nach vollzogener Teilung treten sie wieder in den Verband des Polsters zurück — abgesehen von der letzten Spermatogonienteilung (von vier zu acht Zellen), während welcher die Gruppe das Polster verläßt, um im Hodeninnern die weitere Entwicklung zu vollziehen.

Gleichzeitig mit der Formveränderung der Zelle beobachtet man eine fortschreitend zunehmende Färbbarkeit ihres Plasmas (Fig. 22—26).

Fig. 26 zeigt schon die einzelnen Chromosomen.

Ihre Zahl beträgt bei *Distomum lanceolatum*, wie GOLDSCHMIDT (12) bereits für die Oogenese ermittelt hat, 20, nach der Reduktion also 10.

Der Größenunterschied zwischen einzelnen Chromosomen fällt auf dieser Figur sofort in die Augen. Bei einigen macht sich nach Länge und Gestalt sogar ein paarweises Zusammengehören wahrscheinlich. Zu einer Aneinanderlegung oder Verbindung derartiger korrespondierender Chromosomen, die nach HÄCKER (19) als »spermatogoniale Syndesis« zu bezeichnen wäre, kommt es jedoch noch nicht[1]).

In Fig. 26 lassen mehrere Chromosomen eine deutliche Längsspaltung erkennen. Die eigentümliche Form der beiden gerade ausgestreckten Chromosomen in dieser Figur, als ob die Spalthälften ihrer Länge nach an mehreren Stellen in enger Verbindung stünden — wie man ähnliche Bilder in den Spermatocyten I. Ordnung findet —, beruht wohl auf einer abnormen Schrumpfung, da sie sich sonst in diesem Stadium nie wieder zeigte.

Noch weit deutlicher ist die Längsspaltung in Fig. 27 ausgeprägt. Die in *a* und *b* gezeichneten Zellen gehören derselben (auf zwei Schnitte fallenden) Vierertraube an, stellen also die Prophase zur letzten Spermatogonienteilung dar. Die Kernmembran ist geschwunden, aber die Grenze von Kern und Plasma gleichwohl an der verschiedenen Tinktion noch zu erkennen. Die Längsspaltung zeigt sich an den meisten Chromosomen (besonders in *a*) sehr deutlich; an den größeren, gebogenen sieht man sie gewöhnlich nur in dem einen Schenkel, was wohl mit einer Drehung des andern Schenkels

---

[1]) Ich werde mich in der Terminologie bei der Schilderung der Kernverhältnisse hauptsächlich an die in dem HÄCKERschen Referat gegebene Zusammenstellung halten.

zu erklären ist, so daß sich hier die beiden Spalthälften decken. Gegen die Annahme einer innigeren Vereinigung auf einer Seite sprechen die Befunde an den kleinen und den gestreckten größeren Chromosomen (Fig. 27*b*, untere Zelle).

Doch sind bei den größeren Chromosomen im Gegensatz zu den kleineren die Spalthälften an den Enden deutlich verdickt, so daß an diesen Stellen der Zwischenraum zwischen ihnen schwindet und der Eindruck eines vollständigen Zusammenhanges des Chromatins erweckt wird. Dieser Umstand scheint auch für gewisse qualitative Unterschiede zwischen den kleinen und großen Chromosomen zu sprechen.

Paarweise Zusammengehörigkeit wird in Fig. 27*b*, besonders an der unteren Zelle, bei verschiedenen Chromosomen wahrscheinlich. In den beiden oberen Zellen sind hier von den 20 Chromosomen nur je die vier größten eingezeichnet, deren einige infolge ihrer Lage bedeutend verkürzt erscheinen. (Meist sind es eben vier Chromosomen, die durch ihre Größe vor den übrigen auffallen.)

Die Metaphasenbilder lassen nichts Wesentliches erkennen, da auf diesem Stadium die 20 Chromosomen dicht zusammengedrängt sind und in den Präparaten eine fast einheitliche, tiefgefärbte Masse bilden.

In Fig. 28—30 sind verschiedene spätere Stadien aus Spermatogonienteilungen dargestellt, welche die Art und Weise der Trennung der Chromosomenspalthälften erkennen lassen. Die Teilung der kleinen Chromosomen ist viel schneller beendet als die der großen, deren letzte Enden auch noch aus der zusammengehäuften Masse der Tochterplatten herausragen.

Hier möchte ich gleich erwähnen, daß das Objekt der vorliegenden Untersuchung zum Studium der achromatischen Figur sich sehr wenig eignet[1]). Nur in den seltensten Fällen, während bestimmter Phasen der Reifungsteilungen, konnte ich Centren und Strahlungsbilder überhaupt zu Gesicht bekommen.

Häufig sieht man dagegen in Stadien, wie dem der Fig. 28, an den beiden Polen der gestreckten Zelle leichte Einbuchtungen, an die »tutenförmigen Vertiefungen« erinnernd, die von A. u. K. E. SCHREINER (39) für die Metaphasenbilder der ersten Reifungsteilung bei *Tomopteris onisciformis* beschrieben worden sind und »an deren Boden die Centroplasmakügelchen kleine Hervorwölbungen bilden«.

---

[1]) Auch GOLDSCHMIDT (12), der die Oogenese desselben Tieres untersucht hat, sagt darüber: »Ungünstig ist dagegen das Objekt für die achromatischen Strukturen wegen seines weichen, flüssigkeitsreichen Plasmas ...... (S. 233).

Aus der Tatsache, daß wir die Spermatocyten I. Ordnung stets in Trauben zu acht Zellen vereinigt vorfinden, ergibt sich, daß die drittletzte Teilung im Randpolster (erste Spermatogonienteilung) zu keiner vollständigen Plasmatrennung mehr führt; die beiden Tochterzellen (Spermatogonien II. Ordnung) bleiben hier durch einen dünnen Verbindungsstiel im Zusammenhang. Die vorletzte Teilung im Randpolster (zweite Spermatogonienteilung) liefert demnach eine vierzellige Gruppe, wie sie — unmittelbar nach der Teilung — in Fig. 31 wiedergegeben ist[1].

Während der letzten Spermatogonienteilung findet, wie bereits erwähnt, die Loslösung aus dem Verband des peripheren Zellpolsters statt. Zum Studium der weiteren Veränderungen der chromatischen Substanz müssen wir also die im centralen Teil des Hodens freiliegenden Zellmassen ins Auge fassen.

B. Die Kerne der Spermatocyten I. Ordnung bis zur Teilung.

Nachdem die entstehenden Achtertrauben ins Innere des Hodens gelangt sind, treten die Kerne wieder in einen vollständigen Ruhezustand. Das Chromatin verteilt sich in dem runden Kernraum und zeigt eine gleichmäßige schwache, nur an einigen Stellen stärker hervortretende Färbung (Fig. 32). Es ist jetzt meist nur ein (selten zwei) intensiv gefärbter, rundlicher Nucleolus vorhanden, der sich dicht unter der Kernmembran befindet. An geeignet liegenden Zellen gewinnt man den Eindruck, als würde er die Kernmembran hervorwölben und bis zur Hälfte seiner Masse über die Kerngrenze hinausragen (vgl. Fig. 83).

Die Zelle selbst übertrifft bald die Spermatogonien an Größe; aber auch der Kern zeigt während des Ruhestadiums eine beträchtliche Größenzunahme und steht an Ausdehnung den Kernen vor der letzten Spermatogonienteilung wenig nach. Im Laufe der nun folgenden Veränderungen nimmt er, wie die Figuren 32 ff. zeigen, wieder etwas ab, um sich während der Chromosomenbildung, kurz vor der Auflösung der Kernmembran, abermals auszudehnen. Auch in der Form des Spermatocytenkerns lassen die Figuren eine fortlaufende Veränderung erkennen.

Die Beendigung des Ruhezustandes macht sich in bekannter Weise zuerst dadurch bemerkbar, daß das Chromatin sich in einzelnen Körnchen sammelt, die schließlich zu Schnüren zusammentreten (Fig. 33).

---

[1] Siehe Fußnote auf S. 678.

Diese körnigen Schnüre durchziehen in Schleifenform den Kernraum und stehen alle mit ihren Enden auf derselben Seite der Kernwand auf (Fig. 34 und 35). Ihre Größe ist verschieden. Während die kleineren nur die eine Hälfte des Kerns einnehmen, durchziehen die größeren und größten mit ihren Scheitelpartien die andre Kernhälfte, in welcher auch der Nucleolus liegt. Einige wenige der Schleifen scheinen in allen Zellen dieses Stadiums mit ihm in Verbindung zu stehen.

Eine Längsspaltung ist an ihnen selbst in der leisesten Andeutung niemals zu erkennen, wie auch auf den vorangehenden Stadien eine paarige Gruppierung der Chromatinkörnchen vollkommen fehlt.

Die Zahl der Schleifen läßt sich ganz genau nicht feststellen; doch liegt sie überall da, wo sie wenigstens ungefähr zu bestimmen ist, nahe bei 20, entspricht also der Zahl der aus der letzten Spermatogonienteilung übernommenen Chromosomen. Objekte, bei denen die Schleifen von der Polseite des Kerns aus gesehen werden, wie das in Fig. 33 dargestellte, sind bei dem unregelmäßigen Verlauf der Schleifen zum Zählen sehr wenig geeignet. Trifft der Schnitt die Schleifenschenkel senkrecht in der Nähe ihrer Basis, so zählt man sehr häufig nahe bei 40 Querschnitte, was ebenfalls der Zahl von 20 Schleifen entspricht. Leider ist es nicht möglich, solche Bilder auch nur einigermaßen klar zur zeichnerischen Darstellung zu bringen. Ich muß mich daher auf Abbildungen mit seitlicher Ansicht des Kerns beschränken.

Fig. 34 und 35, die so genau als möglich gezeichnet sind, lassen ungefähr 20 Schlingen zählen.

An diesen beiden Bildern fällt bereits auf, daß manche der Schlingen mit ihren Enden dicht aneinanderliegen, ja vereinigt scheinen, und in ihrem weiteren Verlauf scheitelwärts divergieren.

Es finden sich nur selten Kerne, die diese Verhältnisse klar erkennen lassen. Gleichwohl bekommt man aus solchen Objekten einen bestimmteren Eindruck von einer paarweisen Zusammengehörigkeit und Berührung der einzelnen Schleifen, als es sich in der Zeichnung wiedergeben läßt. Am besten war das noch in Figur 36 möglich. Es sind hier nur wenige der Schleifen eingezeichnet, die zum Teil schon zu zweiwertigen Reihen zusammengetreten zu sein scheinen, zum Teil aber noch in einiger Entfernung voneinander verlaufen.

Ein weiteres Stadium zeigt bereits nur mehr zweiwertige Schleifen mit deutlich paarweise sich entsprechenden Körnchen (Fig. 37—40).

Hier ist eine Zählung mit größerer Sicherheit möglich und führt an günstigen Objekten, wie z. B. dem in Fig. 39 wiedergegeben, zu dem Resultat, daß der Kern an Stelle der 20 einwertigen nun 10 doppelwertige Schleifen enthält. Ich fasse diese Vorgänge als eine parallele Chromosomenkonjugation auf.

Die Ansichten der Autoren über die Reduktion der Chromosomenzahl auf dem Wege einer parallelen Konjugation sind heute noch sehr verschieden. Gegen ihre Verteidigung durch A. u. K. E. SCHREINER (40) auf Grund eingehender Untersuchungen haben neuerdings FICK (7), MEVES (31) und GOLDSCHMIDT (13) Stellung genommen.

Für die ursprünglich im Spermatocytenkern auftretenden einwertigen Schleifen ist vor allem der Nachweis erforderlich, daß sie in der Zahl den von der letzten Spermatogonienteilung übernommenen Chromosomen entsprechen. Dieser Nachweis scheint A. und K. E. SCHREINER bei *Tomopteris* (39) und *Salamandra* (38) dadurch erbracht, daß, wie sie zeigten, es hier zu keinem vollständigen Ruhestadium mit typischem Kerngerüst zwischen der letzten Spermatogonien- und der ersten Spermatocytenteilung kommt, sondern die Individualität der einzelnen Chromosomen ununterbrochen deutlich erkennbar erhalten bleibt.

Von MEVES (30, S. 457—458 u. 31) wird dieses Fehlen eines Kerngerüsts, das im Gegensatz zu den bisherigen Befunden an andern Objekten steht, wiederholt bezweifelt. Auch bei *Distomum lanceolatum* tritt ein vollständiges Ruhestadium des Kerns ein, so daß für die Annahme einer parallelen Konjugation nur mehr das zweite Argument übrigbleibt, nämlich der Beweis, daß die ursprünglichen dünnen Fäden in der Doppelzahl der späteren dicken (zweiwertigen) Fäden vorhanden sind. (Vgl. FICK [7]). Wo dies festzustellen ist, und das scheint mir in meinen Präparaten mit genügender Sicherheit der Fall zu sein, wird zugleich die Auffassung hinfällig, daß es sich in der auftretenden Doppelwertigkeit um den Beginn einer Längsspaltung handelt, wie sie auch in somatischen Zellen beobachtet worden ist.

Endlich kommt der Einwurf MEVES' (30) gegen SCHREINER, daß »die zahlreichen, zwischen den Fäden vorhandenen Querverbindungen . . . es ausgeschlossen erscheinen lassen, daß zwei Fäden sich der Länge nach aneinanderlagern und sich vereinigen könnten«, bei dem vorliegenden Objekt nicht in Betracht, da die Fäden während dieser Vorgänge überhaupt keine Querverbindungen oder seitlichen Fortsätze zeigen.

Einen innigeren Zusammentritt der zweiwertigen Schleifen als in Fig. 37 (und 38) habe ich nie beobachtet. Die Zweireihigkeit kommt immer deutlich zum Ausdruck und verschwindet nicht etwa durch eine vollständige Vereinigung zu dicken einreihigen Bändern. (Daher bleibt auch die Anordnung der sich entsprechenden Körnchen noch in den ersten Phasen der Ringfigurenbildung [vgl. Fig. 43] erhalten und erkennbar.) Gleichwohl wird man annehmen dürfen, daß durch die korrespondierenden, miteinander verschmelzenden Körnchen auf dem Stadium der vollendeten Chromosomenpaarung (»Syndesis« nach HÄCKER [l. c.]) ein Materialaustausch möglich ist.

In manchen Präparaten zeigen sich alle Schleifen dieses Stadiums, ausgenommen die mit dem Nucleolus in Verbindung stehenden, auf der einen Seite des Kerns zusammengedrängt (Fig. 38). Derartige Bilder entsprechen einer Synapsis, d. h. einem auf das Ruhestadium nach der letzten Urkeimzellenteilung folgenden »Zeitraum, während dessen die Kernsubstanz eine mehr oder weniger starke Kontraktion aufweist« (HÄCKER [l. c.]). Um eine Zusammendrängung zum Zwecke gegenseitigen Aufsuchens der Chromosomen (BOVERI 4) kann es sich hier jedoch nicht handeln, da die paarweise Vereinigung der Fäden (Syndesis) bereits in den vorausgehenden Stadien (Fig. 34—37) stattgefunden hat. Auch weisen die Schleifenpaarlinge in Fig. 38 durchaus keine innigere Verschmelzung als etwa in Fig. 37 auf, und die Zweiwertigkeit bleibt ununterbrochen deutlich zu erkennen.

Ich habe den Eindruck erhalten, daß Bilder, wie das in Fig. 38 wiedergegebene, Kunstprodukte darstellen und im wesentlichen dem Stadium der Fig. 37 entsprechen. Es ist ja sehr leicht möglich, daß um diese Zeit das Chromatinschleifenwerk unter dem Einfluß bestimmter Fixierungsmittel besonders zu einer derartigen Kontraktion neigt. Man könnte sich z. B. (neben andern von verschiedenen Autoren angeführten Gründen) denken, daß die Schleifen, die vorher noch an mehreren Stellen in Berührung mit der Kernmembran standen, während der Vereinigung zu Doppelschleifen einen solchen Zusammenhang lösen müssen und deshalb leichter nach der Seite, an der sie mit ihren Schenkelenden aufstehen, zusammenfallen.

Der in Fig. 38 abgebildete Kern enthält zwei Nucleolen; gewöhnlich findet sich in diesem Stadium nur ein Nucleolus, der dann bald verschwindet (Fig. 39 und 40) und beim Beginn der Ringfigurenbildung nicht mehr zu sehen ist (Fig. 41).

Das Stadium der Fig. 39 zeigt den paarweisen Zusammenhang der Schleifen wieder etwas mehr gelockert, so daß die Zweiwertigkeit

mit größter Deutlichkeit hervortritt. In diesem Stadium, welches übrigens zu den häufigsten des ganzen Hodeninhaltes gehört, lassen sich, wie bereits erwähnt, zehn Schleifen mit ziemlich großer Sicherheit zählen.

Der Umstand, daß bei dem hier untersuchten Objekt stets acht Schwesterzellen in der Spermatocytentraube vereinigt sind, bietet für die Beobachtung zuweilen große Vorteile. So z. B., wenn eine Zelle den andern um ein kleines in der Entwicklung vorausgeeilt ist, sodaß sich unmittelbar aufeinander folgende Zustände mit Sicherheit bestimmen lassen. So gehören die Figuren 39, 40 und 41 derselben Spermatomorula an. Die Größenunterschiede haben ihre Ursache in der verschiedenen Schnittrichtung durch die birnförmigen Zellen.

Fig. 40 zeigt den Verlauf einiger Schleifen vom Scheitel aus gesehen. Die korrespondierenden Körnchen treten hier mit großer Deutlichkeit hervor. An manchen Stellen sind die parallelen Fäden bereits ein wenig auseinandergewichen.

Fig. 41 repräsentiert den ersten Schritt der Ringfigurenbildung. Die Doppelfäden haben ihre gemeinsame Lage auf der einen Seite des Kerns aufgegeben und sich rings dicht an die Kernmembran angelegt. Ihre Hälften sind zum größten Teil der Länge nach auseinandergewichen, an den erhaltenbleibenden Berührungsstellen dagegen um so fester verschmolzen. Diese Berührungs- oder Kreuzungsstellen umfassen teils eine kleine Strecke der Länge, teils nur ein korrespondierendes Körnchenpaar. Die Enden der beiden Einzelfäden erscheinen immer, auch da, wo sie sich nicht berühren, bedeutend verdickt. Tritt kurz hinter den Enden eine Kreuzung auf, so zeigen die über die Kreuzungsstelle hinausragenden Stücke ebenfalls eine auffallende Verdickung (vgl. Fig. 41—43).

Um diese Zeit erfolgt das allmähliche Verschwinden der Kernmembran.

Die aus den äußerst mannigfaltigen Trennungs-, Verschmelzungs- und Kontraktionsvorgängen resultierenden zehn bivalenten Chromosomen sind in ihrer Form sehr verschieden. Diese Form scheint keine bestimmte zu sein, da es nicht möglich ist, zwei Zellen zu finden, in denen sich die Chromosomen (abgesehen von der verschiedenen Lage, welche die komplizierten Gebilde stark verändert erscheinen läßt) paarweise gleichen.

Im allgemeinen lassen sich zwei Gruppen von Chromosomen unterscheiden, die sich in jeder Zelle vorfinden: größere (Fig. 48

und 49) und kleinere (Fig. 50). Neben dem Unterschied in der Größe zeigen die beiden Gruppen noch andere Differenzen:

Die größeren sind dadurch ausgezeichnet, daß die beiden auseinanderweichenden Paarlinge ihre Länge und körnige Struktur in der ersten Zeit noch beibehalten und nur an ihren Berührungspunkten zu bedeutenden Verdickungen zusammenschmelzen (Fig. 41—43). Wäre die Form der einzelnen Gebilde eine bestimmte, so müßte sich auch in der Zahl dieser Verschmelzungspunkte eine gewisse Regelmäßigkeit zeigen. Das ist aber nicht der Fall. In manchen Kernen haben die größten Chromosomen (außer den Verschmelzungen der Enden) nur e i n e Kreuzungsstelle (Achterfiguren 48*a* und *d*), in den meisten zwei (Fig. 48*b*, *c*, *g*, *h*, *i*.). Einmal fand ich ein derartiges Gebilde, in dem sich die beiden Fäden viermal überschnitten (Fig. 42*d*).

Wo zwei solche Kreuzungen nahe beieinanderliegen, verschmelzen gewöhnlich zwischen ihnen die beiden Stücke der Paarlinge. Dadurch entstehen die typischen Brillenfiguren (in Bildung begriffen in Fig. 46 und 48*c*).

Biegen derartige Gebilde (Achter- oder Brillenfiguren) ihre beiden Endringe gegeneinander ein, so erscheinen sie zuweilen in brezenförmiger Gestalt (siehe ein rückwärts liegendes Chromosom in Fig. 45, ferner eines in Fig. 46 und Fig. 48*g*).

Bei diesen größeren Chromosomen beobachtet man fast ausnahmslos, daß am einen Pol eine Verschmelzung der beiden Enden, am andern aber eine Kreuzung nahe den Enden stattgefunden hat (Fig. 41, 42*d*, 43, 47, 48*e* und *f* etc.), so daß nach der weiteren Kontraktion die Enden des einen Pols viel inniger verwachsen erscheinen (z. B. das größte Chromosom in Fig. 46, ferner Fig. 48*b*, *c*, *d*, *h* und *i*).

Die kleineren Chromosomen sind dadurch charakterisiert, daß die beiden Paarlinge vor allem, viel unabhängiger von dem gegenseitigen Zusammenhang, sich stark kontrahieren. Dadurch bleibt der Spalt zwischen ihnen und infolgedessen der unmittelbare Eindruck der Doppelwertigkeit bei den kleineren Chromosomen viel länger gewahrt als bei den größeren.

Waren die sich kontrahierenden Fäden mit ihren Enden enger verbunden, so entstehen Gebilde, die man als Doppelhanteln bezeichnen kann; lag die Vereinigungsstelle im mittleren Teil, so ergibt sich eine Kreuzform. Meist ist jedoch die Kreuzform wohl darauf zurückzuführen, daß sich die beiden Paarlinge in ihrer mittleren Partie

wieder voneinander entfernen, wie dies auch an anderen Objekten schon mehrfach beschrieben ist (Fig. 50).

Im Lauf der weiteren Entwicklung findet auch bei den kleineren Chromosomen meist eine engere Verschmelzung an einem Pole statt (vgl. verschiedene kleine Chromosomen in Fig. 45 und 46).

Als in der Mitte zwischen den größeren und kleineren Formen stehend könnte man die eigentlichen Ringe bezeichnen, in deren zwei verdickten Stellen wohl noch die ursprünglichen Endenverschmelzungen zu erkennen sind (Fig. 49a). Auch für die Ringe gilt eine verschieden starke Vereinigung an den beiden Polen als Regel (Fig. 49b).

Eine Längsspaltung ist an den Chromosomen nur selten und sehr schwach zu erkennen (Fig. 48d und f).

Ich habe versucht, eine Tabelle über das Zahlenverhältnis der einzelnen Chromosomentypen in einer beträchtlichen Zahl von Zellen dieses Stadiums aufzustellen. Allein es läßt sich aus dem großen Formenwechsel keine Gesetzmäßigkeit herauslesen. Zwar ist es sehr wahrscheinlich, daß die Chromatinmenge der einzelnen Chromosomen eine bestimmte ist, daß z. B. den vier größten Chromosomen der Spermatogonien stets zwei besonders große bivalente Chromosomen (Achter- oder Brillenfiguren, die man auch meist in Zweizahl in einer Spermatocyte sieht) entsprechen; ihre feinere Form jedoch muß mehr oder minder eine zufällige sein.

An einem verschieden raschen Wachstum (heterochrone Größenentwicklung der Chromosomen nach Häcker) können die Größenunterschiede übrigens auch nur zu einem geringen Teil liegen, eben da sie in sämtlichen Generationen in anscheinend geichem Verhältnis wiederkehren.

C. Die Reifungsteilungen.

Während der Spindelbildung zur ersten Reifungsteilung treten auch die Centrosomen als kleine, kreisrunde, intensiv gefärbte Körperchen deutlich in die Erscheinung (Fig. 51, nur eines der beiden Centrosomen im Schnitt getroffen). Schon bei beginnendem Verlauf dieser Teilung spalten sie sich in zwei Tochtercentrosomen, die durch einen dünnen Strang verbunden scheinen. In Stadien, wie dem der Fig. 52, erhält man den Eindruck, daß manche Chromosomen durch je eine Spindelfaser mit den beiden Tochtercentrosomen eines Pols verbunden sind. Die Zellperipherie ist an beiden Polen bis zu den Centrosomen eingebuchtet (vgl. S. 388).

An den in Fig. 55—58 wiedergegebenen Stadien sind Centrosomen nicht mehr sicher zu erkennen. Zuweilen fällt an diesen Figuren eine schwache Verdickung oder Einbuchtung des einen oder andern Poles auf. So sieht man in Fig. 55 in einer solchen Einbuchtung des oberen Poles ein Verdichtung unmittelbar an der Zellwand, von der noch Spindelfaserreste ausgehen. Hier haben wir es wohl mit den vielleicht künstlich deformierten Centren zu tun.

Die bivalenten Chromosomen ordnen sich nach dem typischen Ringfigurenstadium (Fig. 45—47), das (nach seiner Häufigkeit in den Präparaten) längere Zeit anzudauern scheint, zur Äquatorialplatte an. Hiebei macht sich sehr bald die Wirkung der Zugfasern in der Weise geltend, daß die beiden Paarlinge an einem mehr oder minder centralen Punkt ergriffen und so zuerst in ihren mittleren Partien auseinandergezogen werden. Bilder, wie die in Fig. 54 wiedergegebenen, lassen wohl keinen Zweifel darüber, daß es sich hier wieder um eine Trennung der meist nur an ihren Polen verbundenen Paarlinge, also um die Reduktionsteilung handelt. Die Verschmelzungsstellen treten vielfach, wie in Fig. 54, als deutliche Verdickungen hervor.

Ich habe den Eindruck gewonnen, daß auch die Teilung der großen Achter- und Brillenfiguren in dieser Weise vor sich geht, indem zuerst alle inneren Kreuzungs- und Verschmelzungspunkte gelöst und dann, wie oben beschrieben, die Enden voneinander getrennt werden. Nach der Größe ist anzunehmen, daß Fig. 54a und das rechte Chromosom in Fig. 54c einen solchen Fall darstellen.

In den typischen Spindelbildern der Figuren 51 und 52 sind die Chromosomen bereits bis zur vollständigen Unkenntlichkeit der Bivalenz in die Länge gezogen. Ihre durch die Streckung sich immer näher kommenden Schenkel scheinen dabei zu verschmelzen, so daß einheitlich tiefgefärbte walzen- oder eiförmige Gebilde entstehen. Auch auf diesem Stadium treten, mehr in der Seitenansicht als in der Polansicht (Fig. 53), die Größenunterschiede deutlich hervor.

Als auffallend möchte ich erwähnen, daß sich zu dieser Zeit in den Spindelfiguren mit großer Regelmäßigkeit ein einziger Ring vorfindet, während die übrigen Chromosomen den Eindruck mehr oder minder kompakter Körper machen. Ein solcher Ring ist in Fig. 51, 52 und 53 zu sehen.

Übergangsstadien zwischen Fig. 51, 52 einerseits und Fig. 55—57 andrerseits habe ich nicht beobachtet. In diesen letzteren sind die Teilstücke der kleinen Chromosomen schon weit auseinandergewichen, die der großen dagegen hängen zum Teil noch zusammen.

An Stelle der einheitlichen Klumpen treten wieder dünne Bügel hervor, indem sich offenbar die vorübergehend verschmolzenen Schenkel von neuem trennen. Zuweilen scheinen auch umgekehrt die getrennten Enden eines Bügels unmittelbar nach der Loslösung vom Schwesterbügel abermals zusammenzutreten. Ein derartiges Chromosom, welches auch den Eindruck eines an der Kreuzungsstelle durchgerissenen Achters erwecken könnte, zeigt z. B. Fig. 57.

Gestaltveränderung und Umgruppierung der Tochterchromosomen in der Anaphase der ersten Reifungsteilung ist hier überhaupt die Regel. Teils strecken sich Ringe und Bügel zu geraden Stäbchen, teils biegen sich durch die Teilung langgezogene Stücke nach dem Durchreißen der letzten Verbindung zu ring- und bügelförmigen ein (Fig. 58 und 59).

Dazu tritt auf diesem Stadium eine weitgehende Längsspaltung der Chromosomen, wie sie sich schon zu Beginn der Teilung zwar selten, aber doch mit hinreichender Deutlichkeit beobachten ließ. Zum erstenmal war sie während der Vorbereitung zur Teilung zu sehen, so in Fig. 54a, in Fig. 54c an dem rechtsliegenden Chromosom, ferner an dem Ring in Fig. 52.

In Fig. 55, die ein Stadium kurz vor der Trennung der letzten Vereinigungsstellen zeigt, scheinen an diesen Stellen die Spalthälften der beiden Enden ein wenig auseinandergewichen, so daß hier (in der Äquatorialebene) annähernd viereckige Lumina auftreten. Da ich einen derartigen Fall sonst nicht wiederfand, muß ich es dahingestellt sein lassen, ob es sich hier um eine vollständig normale Zelle handelt.

Doch ist diese Erscheinung bei andern Formen, z. B. bei *Allolobophora foetida* von Foot und Strobell (9), bei *Tomopteris onisciformis* von A. und K. E. Schreiner (l. c.) u. a. beschrieben worden, freilich mit dem Unterschied, daß bei diesen Objekten die Trennung der Spalthälften schon vor und während der ersten Reifungsteilung einen weit größeren Umfang annimmt.

Bei *Distomum lanceolatum* erfolgt sie in ausgedehnterem Maße erst in den Endphasen der Teilung. Nach der Durchschnürung des Zellkörpers haben sich die Spalthälften der Chromosomen auf den größten Teil ihrer Länge voneinander getrennt, so daß sie nur mehr durch ein kurzes Verbindungsstück zusammenhängen. Zuweilen gewinnt man sogar den Eindruck, als seien sie vollständig getrennt und verrieten nur durch ihre parallele Lage ihre Zusammengehörigkeit. Eine genaue Beurteilung dieser Verhältnisse ist dadurch er-

schwert, daß die Chromosomen meist auf einen kleinen Raum zusammengedrängt sind. Wo sie weniger dicht liegen, zeigen sie in der Regel annähernd Kreuzform, dadurch entstanden, daß die Spalthälften bis auf eine centrale Verbindung auf beiden Seiten auseinandergewichen sind (Fig. 60—62 zeigen diese wegen der Kleinheit der Elemente wenig klaren Verhältnisse noch am besten).

In den beschriebenen Vorgängen könnte man die direkte Vorbereitung zur zweiten Reifungsteilung vermuten. Allein es schiebt sich, wie aus zahlreichen Befunden hervorgeht, zwischen der ersten und zweiten Reifungsteilung ein Ruhestadium ein.

Daß es sich hier tatsächlich um die Bildung eines Ruhekerns zwischen den beiden Spermatocytenteilungen handelt, wird bewiesen durch

1) die Größe der Zellen,

2) die Zellenzahl einer Traube (nämlich 16).

Man könnte das letztere Argument vielleicht dadurch anzweifeln, daß man annähme, es gebe außer den typischen 32zelligen Spermatidentrauben noch solche mit 16 oder 64 Elementen, und die fraglichen Ruhekerne seien also entweder Spermatidenkerne oder solche von Spermatocyten I. Ordnung. Allein es kommen niemals Spermientrauben mit mehr oder weniger als 32 Spermien zur Beobachtung.

Der Zweck dieses Ruhestadiums ist wohl in einem abermaligen Zellwachstum zu suchen. (Vgl. Fig. 60—64 und 65—68.)

Sein Beginn wird bemerkbar durch ein fortschreitendes Zusammenziehen der Chromosomen auf einen Haufen und die Bildung eines hellen Hofes, der sich immer deutlicher gegen das dunklere Plasma abgrenzt (Fig. 60—64). Schließlich bilden sich die Chromosomen zu Ketten von Körnchen um (Fig. 65). Diese Ketten zu zählen, ist nicht möglich. Vermutlich entsprechen sie den ursprünglichen und den wieder aus ihnen hervorgehenden Chromosomen, würden demnach kein vollständiges Ruhestadium im engsten Sinne darstellen.

Die nächste Entwicklungsstufe, die ich zu Gesicht bekommen konnte, zeigt bereits deutlich die zehn kreuzförmigen Chromosomen, alle mehr kontrahiert und regelmäßiger in der Form als vor der Kernruhe. (Derartige Kreuze finden sich übrigens in der Spermatogenese der verschiedensten bisher untersuchten Formen so häufig, daß man sie fast als typisch für die zweite Reifungsteilung bezeichnen kann.) In ihrer Größe weisen sie Unterschiede auf, die den vorausgegangenen Stadien, soweit sich feststellen läßt, analog sind. So

konnte ich z. B. fast immer zwei durch ihre Größe besonders hervortretende Kreuze finden (Fig. 66—69).

In Fig. 69a und b ist das größte und kleinste Chromosom einer Spermatocyte II. Ordnung wiedergegeben.

Die beiden Spalthälften, die jetzt nur mehr in der Mitte verbunden sind (besonders deutlich in Fig. 69c), werden in der zweiten Reifungsteilung allem Anschein nach so getrennt, daß die Mittelpartie von den Zugfasern ergriffen wird, wodurch schließlich, während des Zuges an die Pole, die freien Enden gegen den Äquator schauen (Fig. 70—72).

Bereits während der Telophase beginnen sich die Chromosomen zu kurzen Stäbchen zusammenzuziehen, um schließlich in den Ruhekern der Spermatide überzugehen (Fig. 73—75). Dieser besteht anfangs noch aus mehreren Ketten von Körnchen (Fig. 73), die mehr und mehr ihre reihenförmige Anordnung verlieren und sich immer gleichmäßiger auf einen runden, von einem helleren Hof umgebenen Raum verteilen (Fig. 74).

Fig. 75 läßt bereits eine ziemlich deutliche Abgrenzung des Kerns gegen das Plasma erkennen. Die Zelle selbst hat an Größe zugenommen. Der Kerninhalt macht einen mehr netzartigen als körnigen Eindruck.

In Fig. 76 ist der Kern bis an die Zellperipherie gerückt. Er zeigt einheitliche schwach graue Färbung und enthält nur in seinem dem Traubencentrum zugekehrten Teil manchmal mehrere, manchmal wenige von Eisenhämatoxylin tief gefärbte unregelmäßige Brocken. Um diese Zeit beginnt sich an der Zelloberfläche die Plasmahaube auszustülpen, die späterhin, während der fortschreitenden Streckung des Kerns, wie bereits beschrieben, zu der langen Röhre der Fig. 78 und 79 auswächst.

Am Kern sind die unregelmäßigen tiefgefärbten Brocken in der centralen Hälfte noch lange zu erkennen. Kurz vor dem Erreichen seiner definitiven langgestreckten Form scheinen sie sich über seine ganze Länge zu verteilen (Fig. 79), während der Kopf des reifen Spermiums vollständig einheitliche, tiefe Kernfärbung aufweist.

Das Verhalten der Centrosomen während dieser späteren Stadien der Spermatogenese konnte ich nicht beobachten.

IV. Die Mitochondrien.

Zum ersten Male wurde ich auf die Mitochondrien aufmerksam in einem Aufstrichpräparat, welches (wie in Kapitel I angegeben) mit

Osmiumsäuredämpfen und FLEMMINGS schwachem Gemisch fixiert und mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN gefärbt war. Es gelang mir seither nicht wieder, die Mitochondrien auch nur annähernd mit derselben Deutlichkeit zur Darstellung zu bringen — weder mit Eisenhämatoxylin noch mit der BENDAschen (2) Mitochondrienfärbung. Diese letztere Methode diente mir gleichwohl zur Identifizierung der fraglichen Gebilde als Mitochondrien, indem sie stets an der Stelle, wo die Fäden zu erwarten waren, eine mehr oder minder tiefe violette Tinktion, meist in Form eines unregelmäßigen, verschwommenen Fleckens, aufwies. Dagegen ist es wohl möglich, daß die Eisenhämatoxylinfärbung in bezug auf die Menge der Mitochondrien unzuverlässige Resultate liefert, worauf BENDA (l. c. S. 771) ebenfalls schon hinweist.

Die folgende Beschreibung wird sich also fast ausschließlich auf die Befunde in dem einen Präparat erstrecken. Die Figuren 80—98 sind sämtlich nach diesem Präparat gezeichnet.

Der Objektträger enthält den aufgestrichenen Hodeninhalt von etwa drei bis vier Tieren, der freilich, wie es bei dieser Methode unvermeidlich ist, im Lauf der späteren Behandlung zum Teil wieder abgeschwemmt worden ist.

Daß es sich hier um Kunstprodukte, Fremdkörper oder Parasiten handelt, ist, abgesehen von der oben erwähnten Identifizierung durch die BENDAsche Färbung, noch aus verschiedenen Gründen ausgeschlossen:

1) Finden sich die sehr charakteristischen Gebilde in intensiver Färbung an allen Zellen des ganzen Präparates ohne Ausnahme.
2) Scheinen sie in Zellen gleichen Alters an Masse und Zahl, soweit sich das abwägen läßt (eine genaue Zählung ist in keinem Falle möglich), übereinzustimmen.
3) Ist jedes charakteristische Stadium der Zellen stets auch von einem charakteristischen Stadium der Mitochondrien begleitet.

Es fällt an dem Präparat auf, daß hier das Chromatin (von wenigen, später zu erwähnenden Ausnahmen abgesehen) im Gegensatz zu den Mitochondrien nur überaus schwach gefärbt ist, obwohl die Behandlung die gleiche war wie bei zahlreichen andern Aufstrichpräparaten, welche das Chromatin in gewohnter Deutlichkeit, die Mitochondrien dagegen gar nicht zeigen.

Bei dem gleichen Verhalten sämtlicher Zellen des Präparates, das, wie gesagt, von drei bis vier Individuen stammt, kann man

nicht auf ein bestimmtes Alter oder einen bestimmten Entwicklungszustand des Tieres schließen, der für die Veranschaulichung der Mitochondrien besonders geeignet wäre; es bleibt daher zu vermuten, daß hier irgend ein technischer Unterschied maßgebend war, als etwa: verschieden gründliches Auswaschen; verschiedene »Reife« des Hämatoxylins (von Meves [32 S. 832] wird »ältere, gut ausgereifte Hämatoxylinlösung« empfohlen); Essigsäuregehalt (Benda [2 S. 751] und Meves [30 S. 418] geben an, daß der Essigsäurezusatz zur Flemmingschen Lösung auf ein Minimum zu beschränken ist; mir scheint das Optimum des Essigsäuregehaltes innerhalb sehr enger Grenzen zu liegen) oder — was noch wahrscheinlicher ist — das zufällige Zusammentreffen mehrerer derartiger Bedingungen.

Trotz der unterdrückten Kernfärbung läßt sich bei sorgfältiger Betrachtung der jeweilige Zustand des Kerns sicher feststellen, wie auch aus meinen Abbildungen ersichtlich ist.

* * *

Es war mir nicht möglich, aus dem einen Präparat eine lückenlose Serie über das Verhalten der Mitochondrien während der ganzen Spermatogenese aufzustellen. Vor allem fehlen leider die ohnehin seltenen Teilungsfiguren, die wichtigen Aufschluß über die Verteilung der Mitochondrien auf die Tochterzellen geben könnten.

Ferner weist ein derartiges Aufstrichpräparat (wie im topographischen Teil bereits hervorgehoben) nur Spermatocyten und Spermatiden, den losen Inhalt des Hodeninnern, auf. Nur selten gelangen zufällig losgerissene Spermatogonien mit auf den Objektträger.

Ich konnte eine einzige derartige Spermatogonie auf dem Stadium der Figur 27 finden (Fig. 80). Die Mitochondrien bestehen hier aus zahlreichen, teils kurzen, teils beträchtlich langen Fäden[1], die nahe der Zellwand unter häufigen Biegungen und Knickungen verlaufen, ohne die Chromosomen zu berühren oder ihren Haufen zu durchqueren. Vielmehr scheint es, daß sie da, wo ein Chromosom mehr nach außen ragt, durch eine Biegung ausweichen und an freien Stellen zwischen den Chromosomen wieder gegen innen vorspringen. Irgendeine Struktur ist an den annähernd gleich dicken Fäden nicht zu beobachten.

[1] Für solche einheitlichen Fäden, die »ausschließlich aus Mitochondriensubstanz bestehen«, schlug Meves (29) im Gegensatz zu den Bendaschen »Chondriomiten« den Namen »Chondriokonten« vor. Beide Bildungen, Mitochondrien und Chondriokonten, faßt Meves (32) unter der Bezeichnung »Chondriosomen« zusammen. Ich habe im folgenden den Bendaschen Namen »Mitochondrien« beibehalten, ohne in der Benennung zwischen den vielfach allmählich ineinander übergehenden Zuständen zu unterscheiden.

Es ist auffällig, daß in dieser einzigen auffindbaren Spermatogonie (im Gegensatz zu den Spermatocyten) die Chromosomen so intensiv gefärbt sind wie an normalen Eisenhämatoxylinpräparaten.

Späterhin, in den Spermatocyten I. Ordnung, ist es nur mehr der Nucleolus des Ruhekerns, der an Intensität der Färbung den Mitochondrien gleichkommt. Fig. 81 zeigt (bei schwächerer Vergrößerung) eine derartige Achtertraube mit ruhenden Kernen, das weitaus häufigste Stadium, das sich in dem Präparat findet.

Die jüngsten Spermatocyten zeigen die Mitochondrien als meist kurze, wenig gebogene, auf der ganzen Länge gleich dicke Fädchen in ihrer plasmareichsten Partie, dem central vom Kern gelegenen Stiel, zusammengedrängt (Fig. 82). Für eine Abstammung aus dem Kern, derzufolge diese Gebilde unter den Begriff der HERTWIGschen »Chromidien« einzureihen wären, ist nicht die geringste Andeutung vorhanden. GOLDSCHMIDT (10) hat zum erstenmal die Bezeichnung »Chromidien« auch auf die Mitochondrien der Samenzellen ausgedehnt (vgl. auch GOLDSCHMIDT und POPOFF [16]), und seine Schüler WASSILIEFF (45) und POPOFF (36) haben bei *Blatta* und *Paludina* die Entstehung der Mitochondrien aus dem Kern beschrieben.

Von MEVES (30), der ebenfalls *Paludina* untersucht hatte (28), wird dagegen eine Herkunft der Mitochondrien aus dem Kern in Abrede gestellt und daher auch die Anwendung der Bezeichnung Chromidien auf sie nicht gebilligt. Ferner weist MEVES (l. c. S. 481) auch darauf hin, »daß die Mitochondrien überhaupt nicht erst, wie GOLDSCHMIDT und POPOFF zu glauben scheinen, in den Spermatocyten bzw. Ovocyten auftreten, sondern bereits während der Vermehrungsperiode der Geschlechtszellen in diesen vorhanden sind.« Das deckt sich ebenfalls mit meinen Befunden (Fig. 80).

Ein Übertreten von einer Zelle der Traube zur andern durch den Stiel findet nicht statt (Fig. 81).

Noch während der Kernruhe verbreiten sich dann die Fäden über die ganze Zelle und legen sich dicht unter die Zellwand, wodurch sie ein äußerst zierliches, körbchenartiges Netzwerk, dem Skelett mancher Radiolarien vergleichbar, bilden (Fig. 83)[1]. Es scheint, als

---

[1]) Es mag das mehr als ein bloßer Vergleich sein. Von KOLTZOFF (24) werden die Mitochondrien als »formative«, »skelettbildende« Elemente beschrieben, und schon der äußere Eindruck einer derartigen Zelle spricht für eine stützende oder formbestimmende Funktion der Fädchen. Ich werde darauf noch zurückkommen.

hätten sich manche der Fädchen der Figur 82 Ende an Ende zu längeren, mehrfach gebogenen Fäden aneinandergelegt.

Dieses Körbchenstadium hält auch während der ersten Kernveränderungen, der Konjugations- und Ringfigurenbildungsvorgänge, an. Nur zeigt sich jetzt unter den Fäden, und zwar besonders unter den kleineren, die Tendenz, sich zu Ringen einzubiegen (Fig. 84 entsprechend Fig. 39, und Fig. 85 entsprechend Fig. 41). Man vergleiche damit die Figuren 5 und 6 bei Meves (28), die die gleiche Veränderung erkennen lassen.

Nach der Auflösung der Kernmembran, zur Zeit der fertigen Ringfiguren, haben die Mitochondrien ihren Habitus wesentlich geändert. Sie liegen zwar noch mehr oder minder peripher, haben aber den Platz dicht unter der Zelloberfläche verlassen. Die Bildung von Ringen ist etwa auf dem Stadium der Fig. 85 stehengeblieben. Dagegen beginnen sämtliche Fäden sich in eine Menge von Körnchen zu zerlegen, die sich — besonders im Zellstiel — zu dichteren Massen zusammendrängen. Nur wenige der Fäden zeigen noch ihre ursprüngliche Gestalt, manche sind bereits vollständig zerfallen (Fig. 86 und 87). In Fig. 87 ist die Mehrzahl der zu Körnchenreihen aufgelösten Fäden in den Stiel der Zelle gezogen. Über ihr Schicksal während der Teilung kann ich nichts aussagen, da die einschlägigen Stadien in dem Präparat fehlen.

Vielleicht haben wir aber auch in den undeutlich erkennbaren, der Teilungsachse parallel laufenden Fäden der Figuren 55—62 fadenförmige Mitochondrien vor uns. Nur ist es in diesem Falle fraglich, wie sich derartige Bilder an das Stadium der Figuren 86 und 87 anschließen würden.

In den Spermatocyten II. Ordnung treten die Mitochondrien in ähnlicher Form wie in der vorhergehenden Generation auf. Fig. 88 gibt eine Zelle auf dem Stadium der Figuren 66 und 67 wieder. Die Fäden zeigen die Tendenz zur Ringbildung und den Beginn eines körnigen Zerfalles, analog der entsprechenden Phase in den Spermatocyten I. Ordnung.

Weit vollständiger läßt sich das Verhalten der Mitochondrien in den Spermatiden verfolgen.

In den jüngsten Spermatiden, nachdem der Kern nach beendeter zweiter Reifungsteilung wieder in Ruhe getreten ist, sieht man die Mitochondrien erst als unregelmäßige, meist längliche Klümpchen auftreten, die ziemlich gleichmäßig im Plasma verteilt scheinen, nirgends aber eine direkte Beziehung zum Kern aufweisen (Fig. 89).

Während des Kernwachstums nehmen sie wieder ihre typische Gestalt an und erscheinen schließlich als kurze, in einigen Windungen gebogene, gleichmäßig dicke Fädchen (Fig. 90). Anfangs sind sie auch in dieser Form noch im ganzen Zellkörper verteilt; doch haben sich bereits einige von ihnen an die Kernwand angelegt, denen immer weitere folgen. Der Endzustand dieses Prozesses ist schließlich der, daß alle Fäden dicht an die Kernmembran angeschmiegt sind und den Kern körbchenartig umschließen. Dabei bleibt jedoch der periphere Pol des Kerns, also derjenige, an dem der Schwanzfaden der zukünftigen Spermie auftritt, frei (Fig. 91). Auch hier scheinen sich die kurzen Fädchen Ende an Ende zu längeren Fäden zu vereinigen (wie ein Vergleich der Figuren 90 und 91 zeigt), so daß ein derartiges »Körbchen« nur aus wenigen langen Schleifen besteht. Diese Schleifen umziehen den Kern in den verschiedensten Richtungen, doch meist quer, d. h. senkrecht zur künftigen Spermienlängsachse. Zuweilen beobachtet man, daß sie auf der einen Seite des Kerns quer, auf der andern aber parallel zur Längsachse verlaufen (so in der Zelle oben rechts in Fig. 91 und in Fig. 92).

In diesem Zustande begleiten die Mitochondrien die Kernstreckung, so daß mit der Form des Kerns auch die des Körbchens, das in enger Berührung mit der Kernmembran bleibt, sich entsprechend ändert (Fig. 92—94). Man gewinnt hier den bestimmten Eindruck, daß eben die Mitochondrien es sind, welche die Streckung des von ihnen umschnürten Spermatidenkerns bewirken. Diese Anschauung, daß nämlich den Mitochondrien eine formbildende Tätigkeit zukommt, wurde zuerst von Kolzoff (24) ausgesprochen und eingehend begründet[1]. Auch Meves (30) gibt Bilder von den Spermatocytenteilungen der Honigbiene, bei deren Betrachtung man (l. c. S. 479) »daran denken könnte, daß die Chondromiten, indem sie an demjenigen Ende, welches der sich bildenden Knospe zugekehrt ist, Fortsätze vorstrecken, die Vortreibung der Knospe, wenn nicht bedingen, so doch wenigstens erleichtern.«

Für eine derartige Funktion der Mitochondrien spricht bei meinem Objekt ferner der Umstand, daß sie nach beendeter Kernstreckung wieder ihre Lage an der Kernmembran aufgeben und neuerdings im Zellraum sich verteilen. Dieses abermalige Zurücktreten von der Kernmembran nimmt seinen Anfang schon auf dem Stadium der Fig. 93. Von dem Körbchen stehen bereits einige einfache Fadenstücke ab, die an ihren Enden häufig verdickt sind.

---

[1] Vgl. Fußnote S. 701.

Ihnen folgen immer mehr (Fig. 94), und schließlich liegt dem Kern kein einziger Faden mehr an. Einige der längsten Fäden dringen in die nach dem Mittelpunkt der Traube führende Plasmabrücke, den ursprünglichen Zellstiel, vor (Fig. 95 und 96).

Ob während dieser Vorgänge (von Fig. 91 an) von der zukünftigen Spermie Mitochondriensubstanz aufgenommen worden ist, etwa als »chondriogene Hülle des Kopfes« (BENDA 2), konnte ich nicht feststellen; vielleicht deutet die wieder viel tiefere Tinktion des Kerns auf den späteren Stadien (vgl. Fig. 90—95) darauf hin. Mit Bestimmtheit läßt sich nur sagen, daß mindestens ein großer Teil der Fäden nicht in die Spermie gelangt, sondern im Plasma des Restkörpers zurückbleibt und hier eine allmähliche Abnahme an Masse (schon von Fig. 93 an), eine immer deutlicher werdende Schrumpfung und Verdickung der Enden erfährt (Fig. 96).

Fig. 97 stellt bei schwächerer Vergrößerung einen Teil einer Traube dar, die eben von den reifen Spermatozoen verlassen wird. Die in dem protoplasmatischen Restkörper zurückbleibenden Mitochondrien haben sich noch weiter kontrahiert.

In dem vollständig verlassenen Restkörper der Fig. 98 sind sie bereits bis auf wenige Fäden zu Klumpen zusammengezogen. Die Schwanzhüllen zeigen keine Spur von ihnen.

Mit der weiteren Umgestaltung des Restkörpers schrumpfen die Mitochondrien mehr und mehr zusammen und vereinigen sich auch untereinander, wie es scheint, so daß man auf dem Stadium der Figuren 16 und 17 nur wenige dunkler gefärbte, unregelmäßige Partien mehr vorfindet.

Was nun die mutmaßliche Funktion der Mitochondrien betrifft, so stehen sich, wenn wir von ihrer möglichen Bedeutung bei der Vererbung (BENDA 2, MEVES 32, DUESBERG 6) hier absehen, vor allem zwei Ansichten gegenüber:

Entweder nämlich bilden die Mitochondrien kinetische Organe, die mit der motorischen Funktion des Spermiums in Zusammenhang stehen (s. vor allem BENDA 2), oder sie haben eine formbestimmende Aufgabe (KOLZOFF 24, MEVES 30).

Auf diese letztere Möglichkeit bin ich bereits zu sprechen gekommen; sie scheint mir für das vorliegende Objekt die beste Erklärung zu sein, und würde auch als die einzige bestehen bleiben, wenn von der Mitochondrienmasse tatsächlich nichts in das Spermium aufgenommen, sondern das ganze Körbchen in den Restkörper abgestoßen würde. Wenn dagegen, wie es oben als Möglichkeit offen-

gelassen werden mußte, ein Teil der Mitochondrien am Kern der Spermatide haften bleibt und mit in das fertige Spermium übergeht, so käme auch die erstere Hypothese in Frage. Und die auffällige Bewegung des Spermienkopfes, die ich weiter oben (S. 320) beschrieben, würde mit der Annahme BENDAS (l. c.) und seiner Folgerung, daß (S. 780) »selbst der Spermienkopf motorisch wird, sobald er eine Mitochondrienhülle besitzt«, sehr wohl übereinstimmen.

V. Vergleich mit der Oogenese (Goldschmidt 12 usw.) und Zusammenfassung.

Bei der Eireifung des digenen Trematoden *Zoogonus mirus* wurde von GOLDSCHMIDT (11) der Reduktionsvorgang nach einem Typus beschrieben, der seiner »schematischen Einfachheit« wegen von dem Autor als »Primärtypus« bezeichnet wird. Hiernach ist die erste Reifungsteilung eine gewöhnliche Äquationsteilung, bei welcher die 10 Chromosomen der Länge nach halbiert werden. In der zweiten Reifungsteilung dagegen findet die Trennung in der Weise statt, »daß sich zwei Gruppen von 5 Chromosomen einander gegenüberstellen« und direkt »zu den beiden Tochterplatten auseinanderrücken«. Es findet hier also keine »Pseudoreduktion«, d. h. ein Auftreten der halben Chromosomenzahl im Kern vor der Teilung (sei es nach dem »Tetradentypus«, sei es nach dem »Konjugationstypus«) statt.

A. und K. E. SCHREINER (41), die ihre Untersuchungen an den Präparaten GOLDSCHMIDTS ausführten, kamen jedoch zu dem Resultat, »daß die Chromatinreifung der Geschlechtszellen dieses Wurms nach demselben Typus verläuft wie bei *Tomopteris*« (S. 16), nämlich, daß die Chromosomenzahl auf dem Wege einer parallelen Konjugation auf die Hälfte herabgesetzt wird und daß die erste Reifungsteilung eine Reduktions-, die zweite eine Äquationsteilung ist.

Die große Divergenz in der Deutung erklärt sich hauptsächlich daraus, daß A. und K. E. SCHREINER als Chromosomen-Normalzahl 22—26 feststellen zu können glauben, also in den 11—23 Chromosomen der Spermatocyten I. Ordnung (GOLDSCHMIDT zählt 10) bereits die reduzierte Zahl sehen.

In einer weiteren Arbeit verteidigt GOLDSCHMIDT (14) gegenüber den SCHREINERschen Angaben seinen Standpunkt und hält an seinen früheren Befunden fest.

GRÉGOIRE (18), dem gleichfalls das GOLDSCHMIDTsche Matérial zur Verfügung gestanden, findet Zahlen, welche denen von GOLDSCHMIDT weit näher stehen (nämlich 12, reduziert 6); die Reduktion

aber vollzieht sich nach seiner Auffassung nicht nach dem »Primärtypus«, sondern »le Zoogonus se conforme au typ général: on y trouve une réduction prophasique, au moins apparente, et des figures de première et de seconde cinèse identiques à celles que l'on trouve partout« (S. 272). Die zweite Frage, auf welche Weise die »reduction prophasique« erreicht wird, ist nach GRÉGOIRE nicht mit derselben Sicherheit zu beantworten, doch scheinen dem Verfasser die Bilder der SCHREINERschen Deutung (Parallelkonjugation) günstiger zu sein.

Auf Grund seiner Befunde an *Zoogonus* hoffte GOLDSCHMIDT (12), bei *Distomum lanceolatum* ähnliche Verhältnisse anzutreffen, fand jedoch, daß hier der Reifungsvorgang nach einem andern Typus verläuft.

In den Oogonien wird die Mitose »eingeleitet durch ein typisches Spiremstadium, das einen aus einem sehr dicken Faden bestehenden Knäuel im Kern zeigt. In der Äquatorialplatte der Mitose zählt man deutlich 20 längsgespaltene Chromatinelemente . . . . von recht verschiedener Größe. Eine paarweise Zusammengehörigkeit konnte aber nicht nachgewiesen werden; ein oder zwei Chromosomen zeichnen sich stets durch bedeutendere Größe aus.«

»Aus dem Kerngerüst des Ovogonienkerns geht« nach GOLDSCHMIDT »allmählich das Leptotaenstadium hervor«, der dünnfädige Knäuel, der dann durch Zusammenballung an einem Pol das Synapsisstadium (im engeren Sinn) liefert. (Als Synapsis im weiteren Sinn bezeichnet GOLDSCHMIDT für sein Objekt »die ganze Reihe der Veränderungen im Kern bis zum Ruhekern des Wachstumsstadiums«).

Was die Zahl der dünnen (einwertigen) Schleifen betrifft, sagt GOLDSCHMIDT, »daß von einem etwaigen Vorhandensein der Normalzahl dünner Fäden, auf die dann erst die reduzierte Zahl dicker Fäden folgt, nicht die Rede sein kann.«

Während sich der Synapsisknäuel wieder auflockert, findet GOLDSCHMIDT bereits an einzelnen Fäden einen feinen Längsspalt, der in der Weise, wie es POPOFF (36) dargestellt hat, bis zur Erreichung des Pachytaenstadiums sich durch die ganze Länge des stark verkürzten und verdickten Fadens ausdehnt. Gleichzeitig hat sich dieser Faden in zehn Schleifen segmentiert, welche sich mit den offenen Schenkeln nach einem Pol einstellen.

Nach weiterer Kontraktion der 10 chromatischen Elemente beobachtete GOLDSCHMIDT, daß »jeder längsgespaltene Faden in der Mitte durch eine achromatische Brücke unterbrochen ist«, welche eine unterdrückte Segmentierung darstellt und an welcher die Trennung

in der ersten Reifungsteilung stattfindet. Die 10 »Tetraden« konzentrieren sich nun noch weiterhin und gehen schließlich von neuem in das Netz eines Ruhekerns über.

Erst nach der Besamung des Eies treten die Tetraden wieder in die Erscheinung und teilen sich in der ersten Reifungsteilung nach dem Quer-, in der zweiten nach dem Längsspalt.

Im Gegensatz zu den hiermit in Kürze zusammengefaßten Ergebnissen GOLDSCHMIDTS über die Oogenese habe ich in der Spermatogenese folgendes gefunden:

In den Spermatogonien, die sich übrigens sonst wie die Oogonien verhalten, fand ich meist vier Chromosomen, welche die andern auffällig an Größe übertreffen; auch wird die Wahrscheinlichkeit paarweisen Zusammengehörens deutlich erweckt.

Aus dem Ruhekern der Spermatocyten I. Ordnung sieht man körnige Schnüre hervorgehen, die nicht aus einem kontinuierlichen Faden bestehen und schon frühzeitig mit ihren freien Enden nach derselben Seite der Kernwand gerichtet sind. In ein Synapsisstadium treten diese einwertigen Fäden, an denen ich niemals eine Spur von Längsspaltung finden konnte, nicht. In meinen Präparaten zeigt ein der Synapsis vergleichbarer Zustand, den ich jedoch für ein Kunstprodukt halte, bereits ausnahmslos zweireihige Schleifen.

Das Feststellen der Schleifenzahl in den Spermatocyten scheint mir hinreichend sicher möglich zu sein, und zwar eben mit dem von GOLDSCHMIDT für die Oocyten in Abrede gestellten Resultat, daß auf die Normalzahl dünner Fäden die reduzierte Zahl von dicken (zweiwertigen) Fäden folgt.

Ebenso habe ich an den zehn zweireihigen Schleifen niemals die einen Querspalt repräsentierende achromatische Brücke gefunden, deren Vorhandensein auch die spätere Ring- und Zopffigurenbildung wesentlich beeinflussen müßte.

Nach meinen Befunden vollzieht sich also in der Spermatogenese des *Distomum lanceolatum* die Reduktion der Chromosomenzahl durch parallele Konjugation, wie sie von GOLDSCHMIDT für die Oogenese der von ihm untersuchten Trematoden in Abrede gestellt[1]), von A. und K. E. SCHREINER und GRÉGOIRE dagegen sowohl für die Ei-

---

[1]) Verschiedenes Verhalten im ♀ und ♂ Geschlecht bei der Reduktion der Chromosomenzahl ist übrigens auch von Miß STEVENS (44) für *Sagitta* beschrieben worden. Doch soll hier umgekehrt im ♀ Geschlecht Parallelkonjugation, im ♂ die Vereinigung Ende an Ende stattfinden: "The chromosomes in the young oocytes conjugate longitudinally, instead of end to end as in the spermatocytes" (S. 249).

als für die Samenreifung des nahestehenden *Zoogonus mirus* angenommen worden ist. Ob und wie diese Divergenzen in Einklang zu bringen sind, dies zu entscheiden muß weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

In den Spermatocytenteilungen weisen ferner die chromatischen Elemente (Ringe, Achter-, Brillenfiguren usw. in der ersten, Kreuze in der zweiten) charakteristische Größenunterschiede auf, im Gegensatz zu den kaum verschieden großen Tetraden und Dyaden in den GOLDSCHMIDTschen Figuren.

Auch treten in den Spermatocyten I. Ordnung die bivalenten Chromosomen nach ihrer Herausbildung aus den zweireihigen Fäden direkt in die Äquatorialplatte ein, ohne daß sich dazwischen ein abermaliges Ruhestadium des Kerns beobachten ließe. HERTWIG (22) hat die derartig zwischen zwei Ruhestadien eingeschobene Synapsis (im weiteren Sinn) mit dem Zweck der Herausbildung der diplotänen Fäden als unterdrückte Teilung gedeutet; nach GOLDSCHMIDT dient die Synapsis der »Herausarbeitung der Vererbungssubstanzen . . . durch Trennung des Idiochromatins vom Trophochromatin«. Dagegen scheinen mir meine Befunde über das Verhalten der Mitochondrien zu sprechen (die eben von GOLDSCHMIDT als die aus dem Kern ausgetretene trophochromatische Substanz aufgefaßt werden); sie zeigen sich schon lange vor dieser Periode im Plasma verteilt und lassen nirgends eine Abstammung vom Kern erkennen.

Im folgenden will ich meine Beobachtungen noch einmal in Kürze zusammenfassen:

Die Samenentwicklung des *Distomum lanceolatum* geht innerhalb des Hodens in der Weise vor sich, daß man die ältesten Stadien samt den fertigen Spermien in der Hodenmitte, die Anfangsstufen dagegen, Ursamenzellen und Spermatogonien, in Form einer zusammenhängenden inneren Auskleidung an der Hodenwand antrifft.

Aus zahlreichen indifferenten Ursamenzellen geht schließlich eine Spermatogonie I. Ordnung hervor, welche zum Ausgangspunkt je eines 32zelligen Spermienbündels wird. Von dieser Spermatogonie I. Ordnung an findet keine vollständige Trennung von Schwesterzellen mehr statt, so daß die Spermatogonien II. Ordnung stets zu zweien, die Spermatogonien III. Ordnung zu vieren vereinigt vorgefunden werden.

Die nächste Teilung, während welcher die Zellengruppe die periphere Wandschicht verläßt und ins Hodeninnere gelangt, führt zur Bildung einer achtzelligen Traube von Spermatocyten I. Ordnung; aus

ihr geht die 16zellige Spermatocytentraube II. Ordnung und schließlich die 32zellige Spermatidentraube hervor.

Die reifen Spermien werden, nachdem sich die aus dem Plasma der Spermatiden hervorgegangenen Schwanzröhren in eine Richtung eingestellt haben, gleichzeitig frei und lassen einen vollständigen, die Hauptmasse des Protoplasmas repräsentierenden Restkörper zurück. Dieser Restkörper zeigt späterhin einen immer weiter fortschreitenden Zerfall.

Die Spermien sind zarte Fäden mit sehr langgestrecktem Kopf. Sie führen lebhafte schlängelnde Bewegungen aus, und zwar ein kürzeres, vorderes Stück schneller und in kleineren Wellen als der übrige Teil.

Aus dem Kern der Ursamenzellen und Spermatogonien, der in der Ruhe einen bis zwei Nucleolen enthält, gehen vor jeder Teilung 20 längliche, längsgespaltene Chromosomen von ungleicher Größe (deutlich lassen sich meist vier besonders große Individuen zählen) hervor, die sich der Länge nach teilen.

Nach dem auf die letzte Spermatogonienteilung folgenden Ruhestadium treten im Kern annähernd 20 einreihige, körnige Fäden auf, die sich allem Anschein nach durch parallele Konjugation zu zehn doppelreihigen vereinigen. Eine an ein Synapsisstadium erinnernde einseitige Zusammenballung dieser zweireihigen Fäden ist wohl ein Kunstprodukt.

Unter gleichzeitiger Auflösung des Nucleolus (selten zwei) verwandeln sich die zweireihigen Fäden in die zehn bivalenten Chromosomen von sehr verschiedener Form und Größe, die in der ersten Reifungsteilung nach der ursprünglichen Vereinigungsstelle der parallelen Fäden getrennt werden (also Reduktionsteilung).

Nach dieser Teilung tritt der Kern wieder in ein nahezu vollständiges Ruhestadium, aus welchem dann zehn kreuzförmige Chromosomen (in ihren Größenverhältnissen den ursprünglichen entsprechend) hervorgehen. Sie werden in der zweiten Reifungsteilung in bekannter Weise geteilt.

Das Ruhestadium der Spermatidenkerne, welches einem beträchtlichen Wachstum dient, endet mit der beginnenden Streckung, die bis zur definitiven Form des Spermienkopfes führt.

Fadenförmige, gleichmäßig dicke und homogene Mitochondrien finden sich im Plasma der Spermatogonien, Spermatocyten und Sper-

matiden. Eine Abstammung aus dem Kern lassen sie nirgends erkennen.

Ihre wahrscheinliche Funktion ist eine formative, vor allem die Streckung des Spermatidenkerns. Wenn nicht alle, so wird doch ein großer Teil der Mitochondrien im Plasma des Restkörpers zurückgelassen und nicht in das Spermium aufgenommen.

Literatur.

1. Auglas et de Ribaucourt. Etude anatomique et histologique du Distomum lanceolatum. Ann. des Sc. nat. Zool. Bd. 15. 1902.
2. Benda. Die Mitochondria. Erg. An. u. Entw. Bd. 12. 1902.
3. Böhmig. Untersuchungen über rhabdocoele Turbellarien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 51. 1891.
4. Boveri. Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena 1904.
5. Calkins. The spermatogenesis of Lumbricus. Journ. Morph. Bd. 11. 1895.
6. Duesberg. La spermatogenèse chez le rat. Leipzig. Engelmann 1908.
7. Fick. Zur Konjugation der Chromosomen. Arch. f. Zellf. Bd. 1. Heft 4. 1908.
8. Fischer. Über den Bau von Opisthotrema cochleare. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 11. 1884.
9. Foot and Strobell. Prophases and Metaphase of the first Maturation spindle of Allolobophora foetida. The Amer. Journ. of An. Bd. 4. Heft 2. 1905.
10. Goldschmidt. Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb. Bd. 21. 1904.
11. —— Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des Zoogonus mirus. Zool. Jahrb. Bd. 21. Heft 4. 1905.
12. —— Über das Verhalten des Chromatins bei der Eireifung und Befruchtung des Dicrocoelium lanceatum. Arch. f. Zellf. Bd. 1. Heft 1. 1908.
13. —— Ist eine parallele Chromosomenkonjugation bewiesen? Arch. f. Zellf. Bd. 1. Heft 4. 1908.
14. —— Die Chromatinreifung der Geschlechtszellen von Zoogonus mirus und der Primärtypus der Reduktion. Arch. f. Zellf. Bd. 2. Heft 2. 1908.
15. —— Eischale, Schalendrüse und Dotterzellen der Trematoden. Zool. Anz. Bd. 34. Heft 16 17. 1909.
16. —— und Popoff. Die Karyokinese der Protozoen und der Chromidialapparat der Protozoen- und Metazoenzelle. Arch. f. Protistenk. Bd. 8. 1907.
17. von Graff. Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocoelidea. Leipzig 1882.
18. Grégoire. La réduction dans le Zoogonus mirus et le Primärtypus. La Cellule. Bd. 25. Heft 2. 1909.
19. Häcker. Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Erg. u Fortschr. d. Zool. Bd. 1. Heft 1. 1907.

20. Heckert. Leucochloridium paradoxum. Bibliotheca zoologica. Heft 4. 1889.
21. Henneguy. Recherches sur le mode de formation de l'œuf ectolécithe du Distomum hepaticum. Arch. d'An. mikr. Bd. 9. 1906.
22. Hertwig, R. Über den Chromidialapparat und den Dualismus der Kernsubstanzen. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München 1907.
23. Kerbert. Beitrag zur Kenntnis der Trematoden. Arch. f. mikr. An. Bd. 19. 1881.
24. Koltzoff. Studien über die Gestalt der Zelle. I. Untersuchungen über die Spermien der Dekapoden. als Einleitung in das Problem der Zellengestalt. Arch. f. mikr. An. Bd. 67. 1906.
25. Korschelt und Heider. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allg. Teil. Jena 1902.
26. Looss. Beiträge zur Kenntnis der Trematoden: Distomum palliatum und reticulatum. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 41. 1885.
27. Lorenz. Über die Organisation der Gattungen Axine und Microcotyle. Arb. Zool. Inst. Wien. Heft 3. 1878.
28. Meves. Über den von v. la Valette St. George entdeckten Nebenkern der Samenzellen. Arch. f. mikr. An. Bd. 56. 1900.
29. —— Über Mitochondrien bzw. Chondriokonten in den Zellen junger Embryonen. An. Anz. Bd. 31. 1907.
30. —— Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene. Arch. f. mikr. An. Bd. 70. 1907.
31. —— Es gibt keine parallele Konjugation der Chromosomen. Arch. f. Zellf. Bd. 1. Heft 4. 1908.
32. —— Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Cytologische Studien am Hühnerembryo. Arch. f. mikr. An. Bd. 72. 1908.
33. —— und Duesberg. Die Spermatocytenteilungen bei der Hornisse. Arch. f. mikr. An. Bd. 71. 1908.
34. Monticelli. Ricerche sulla Spermatogenesi nei Trematodi. Intern. Mon.-Schr. f. An. u. Phys. Bd. 9. 1892.
35. Poirier. Contribution à l'histoire des Trématodes. Arch. d. zool. Exp. (2). III. 1885.
36. Popoff. Eibildung bei Paludina vivipara und Chromidien bei Paludina und Helix. Arch. f. mikr. An. Bd. 70. 1907.
37. Ramsay-Wright-Macallum. Sphyranura Osleri. A contribution to American helminthology. Journ. of Morph. Bd. 1. 1887.
38. Schreiner, A. u. K. E. Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa, Spinax niger u. Myxine glutinosa. Arch. de Biol. Bd. 22. 1905.
39. —— Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von Tomopteris onisciformis. Arch. de Biol. Bd. 22. 1906—07.
40. —— Gibt es eine parallele Konjugation der Chromosomen? Vidensk.-Selsk. Skrifter. I. Math.-Naturv. Kl. Nr. 4. 1908.
41. —— Die Reifung der Geschlechtszellen von Zoogonus mirus. Ibid. Nr. 8. 1908.
42. Schwarze. Die postembryonale Entwicklung der Trematoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 43. 1885.
43. Sommer. Die Anatomie des Leberegels Distomum hepaticum. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 34. 1880.

44. Stevens. Further Studies on the Ovogenesis of Sagitta. Zool. Jahrb. Bd. 21. 1904.
45. Wassilieff. Die Spermatogenese von Blatta germanica. Arch. f. mikr. An. Bd. 70. 1907.
46. Weber. Über Temnocephala Blanchard. Zool. Erg. einer Reise in Niederl.-Ostind. Heft 1. 1889.

Tafelerklärung.

Die sämtlichen Figuren sind mit Abbeschem Zeichenapparat und Leitz-Stativ A bei einer Tubuslänge von 17 mm in der Höhe des Arbeitstisches gezeichnet. Als Objektiv wurde durchweg Zeiss Apochromat 2 mm, als Ocular für die Figuren 1—17, 81, 97 und 98 Kompensations-Ocular 4, für alle übrigen Figuren Kompensations-Ocular 12 verwendet.

Tafel XXXI.

(Allgemeiner Verlauf der Spermatogenese.)

Fig. 1—3. Verschiedene Zellen von der Hodenwandung.
Fig. 4. Eine Traube von Spermatocyten I. Ordnung.
Fig. 5. » » » » II. »
Fig. 6. » » » Spermatiden.
Fig. 7—14. Spermatidentrauben bis zur Ausbildung der Spermien.
Fig. 15—18. Verlassene Restkörper.

Tafel XXXII.

(Chromatinverhältnisse A.)

Fig. 19—31. Ursamenzellen und Spermatogonien.
Fig. 32—44. Spermatocyten I. Ordnung bis zur Ansbildung der Ringfiguren.

Tafel XXXIII.

(Chromatinverhältnisse B.)

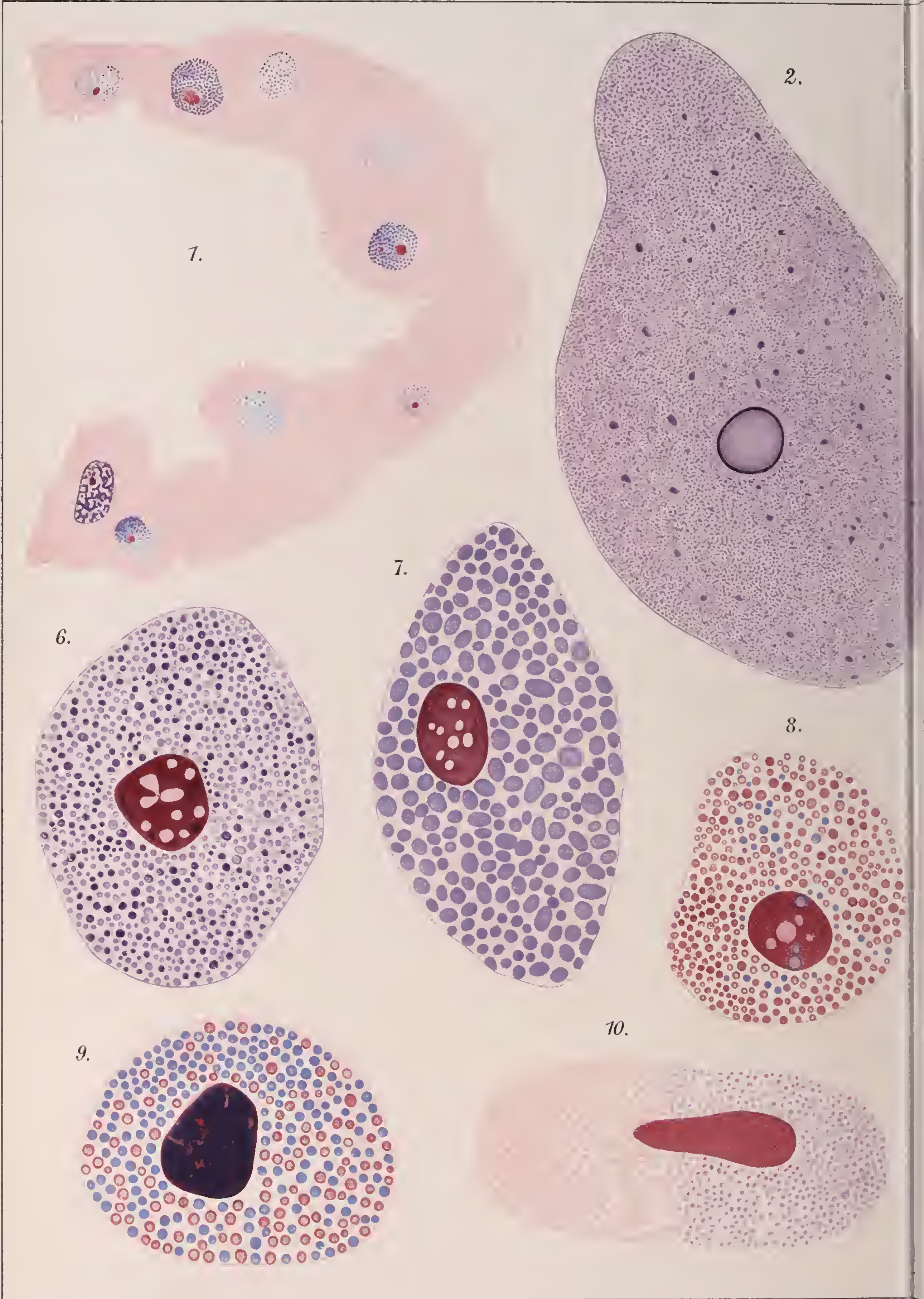
Fig. 45—50. Ringfiguren (bivalente Chromosomen) in den Spermatocyten I. Ordnung.
Fig. 51—59. Erste Reifungsteilung.
Fig. 60—69. Spermatocyten II. Ordnung bis znr Teilung.
Fig. 70—72. Zweite Reifungsteilnng.
Fig. 73—79. Spermatiden.

Tafel XXXIV.

(Mitochondrien.)

Fig. 80. Spermatogonie.
Fig. 81. Spermatocytentraube I. Ordnung.
Fig. 82—87. Spermatocyten I. Ordnnng.
Fig. 88. Spermatocyte II. Ordnnng.
Fig. 89—96. Spermatiden.
Fig. 97. Stück einer Spermatidentranbe kurz vor dem Austreten der reifen Spermien.
Fig. 98. Verlassener Restkörper.

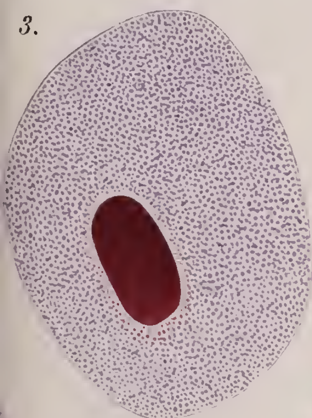
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.



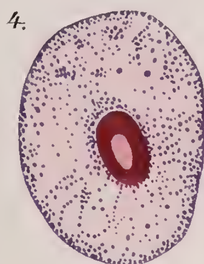
S Maciarski pinx

Verlag v. Wilhel[m Engelmann]

3.



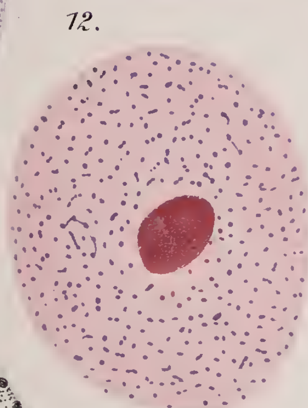
4.



5.



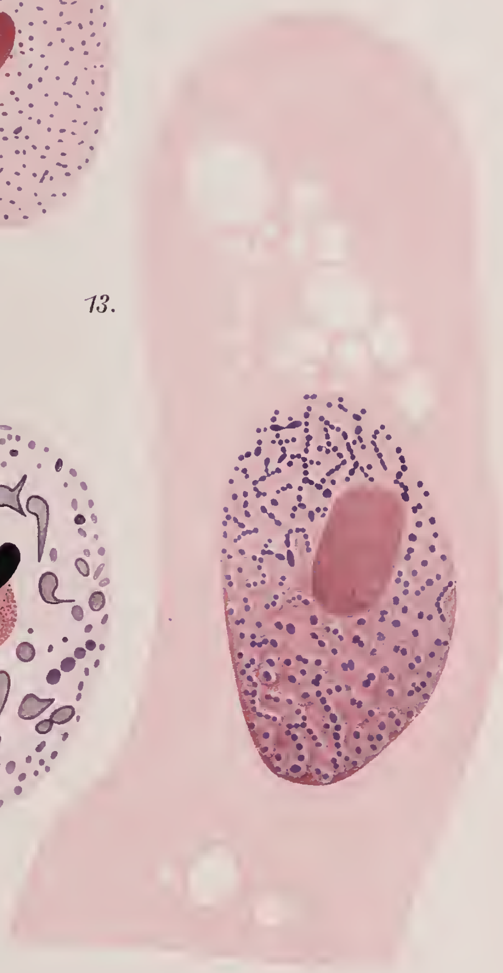
12.



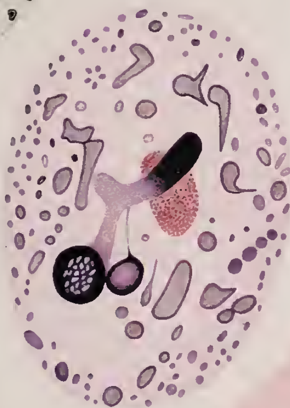
11.



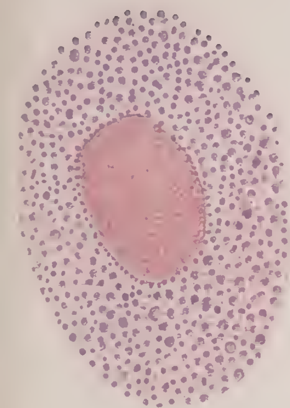
13.



15.

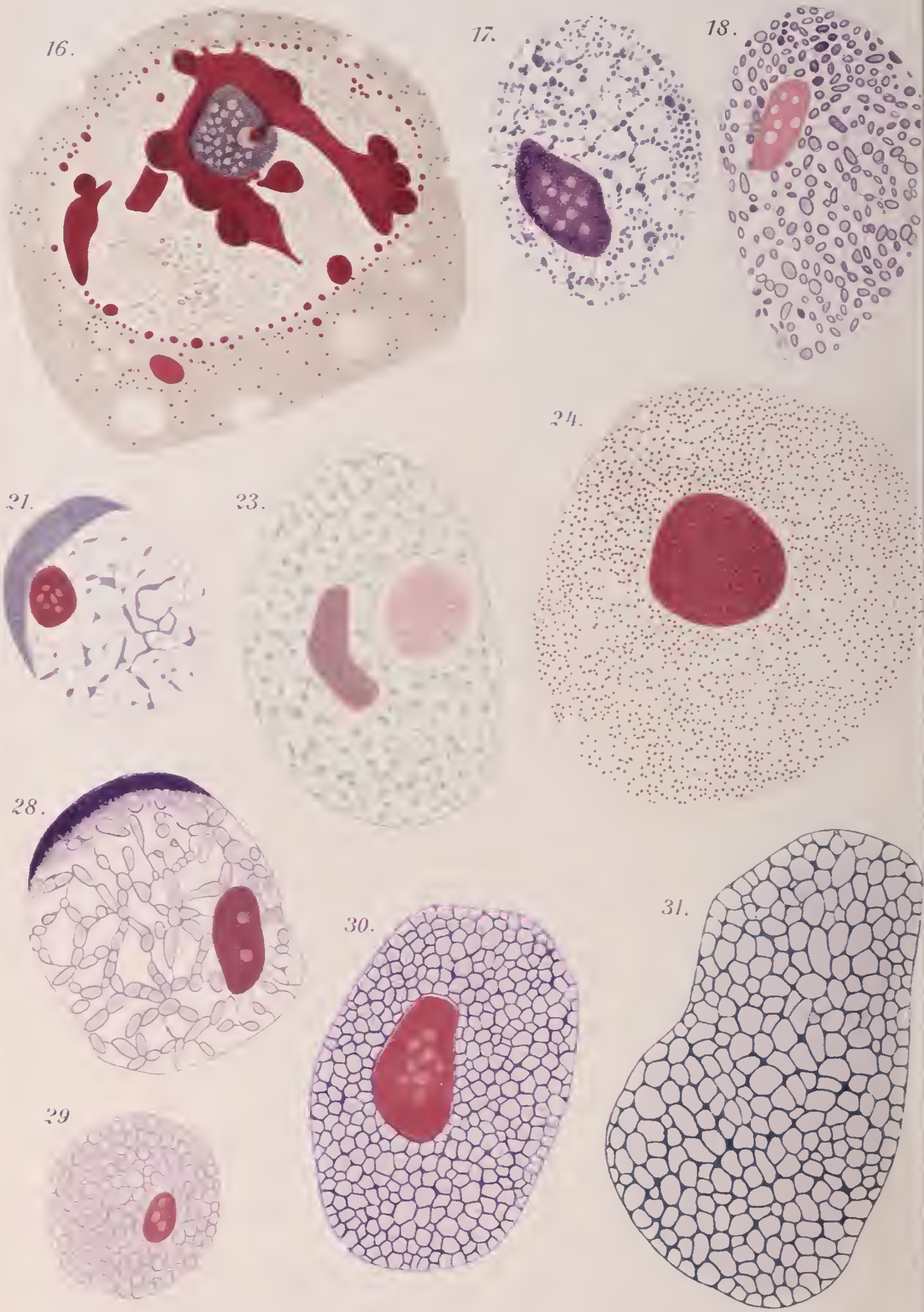


14.

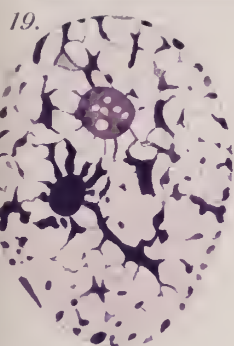


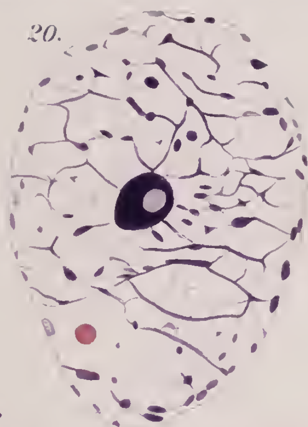
...elmann in Leipzig.

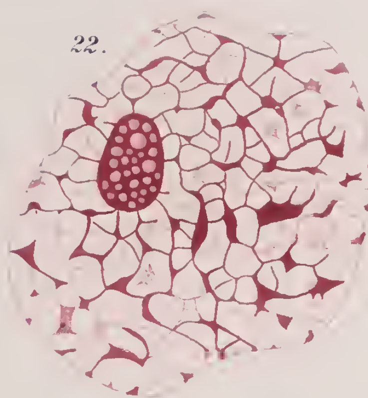
Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig

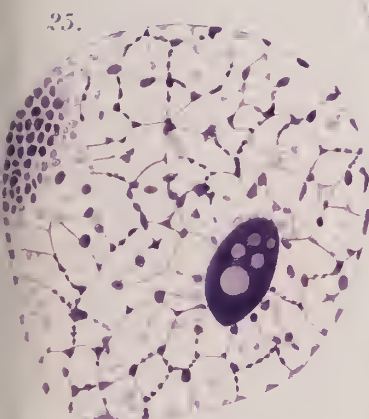


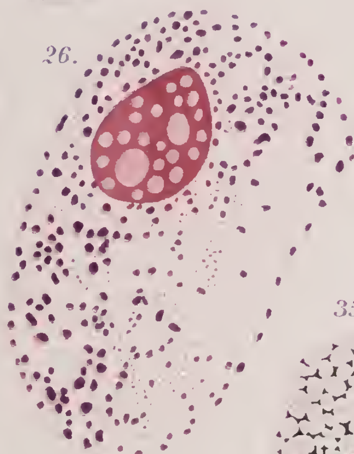
Verlag v. Wilhelm En

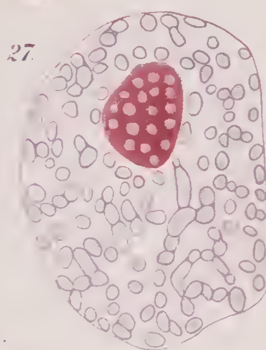




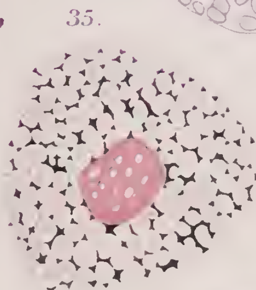


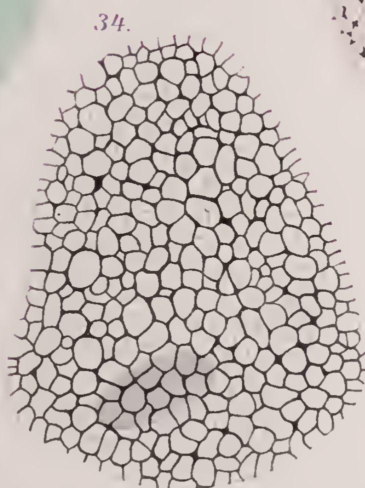


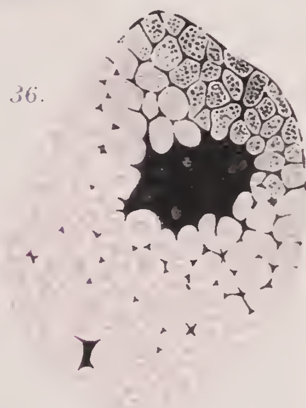


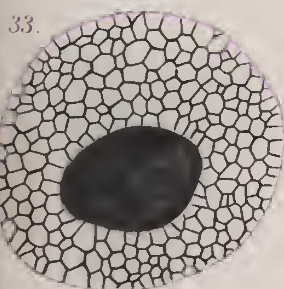






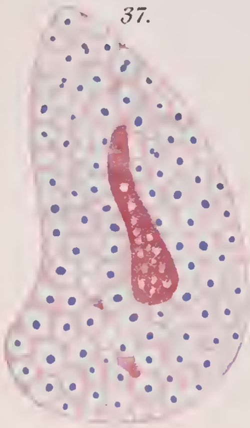


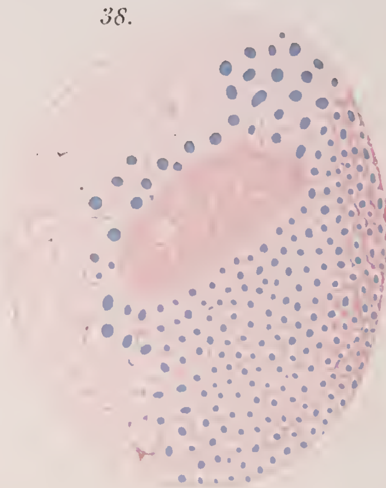




…ann in Leipzig.

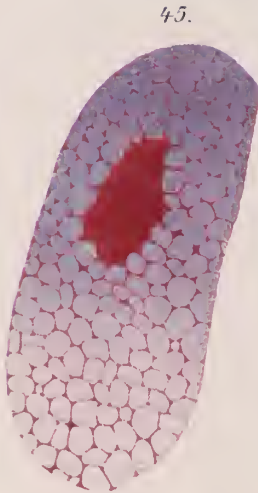
Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig

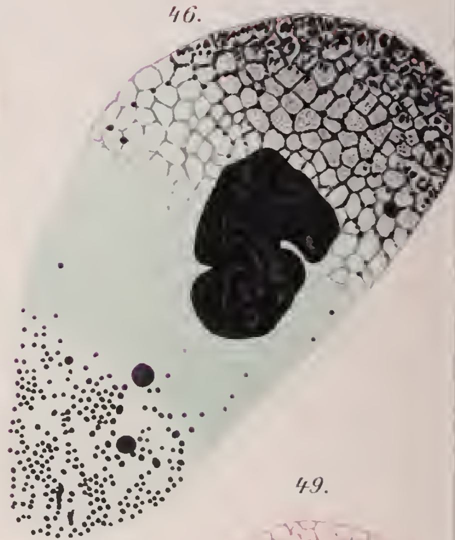


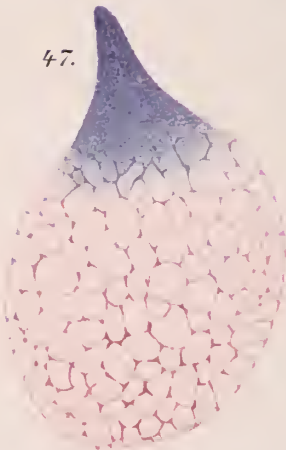


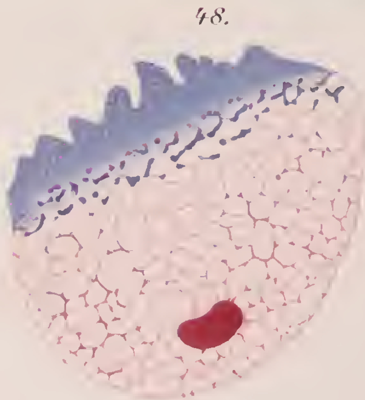








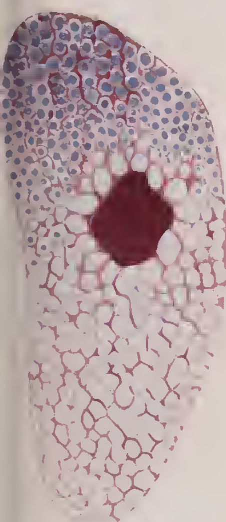






S. Mazarski pinx

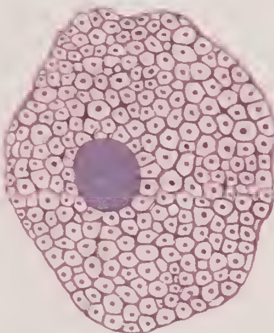
Verlag v. Wilhelm



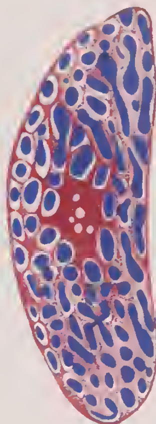
41.



42.

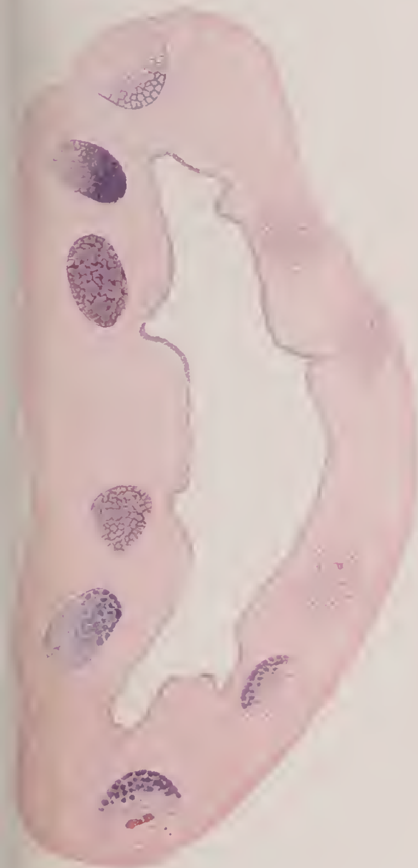


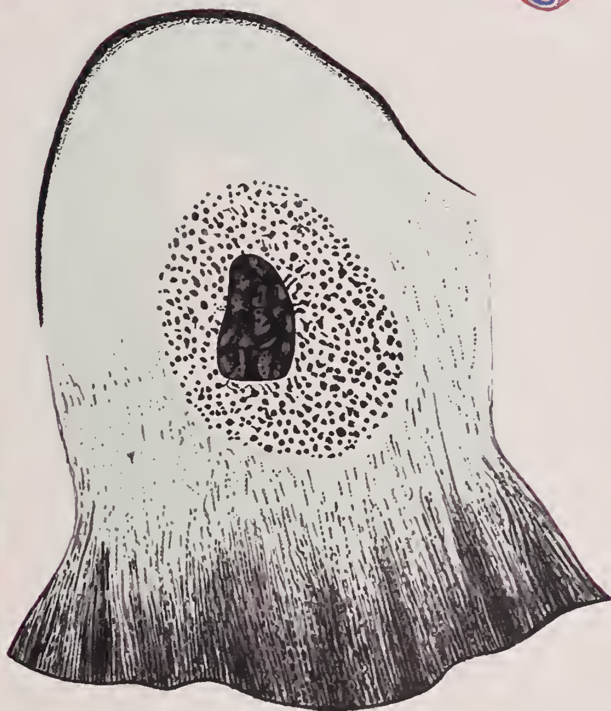
43.



52.

51.



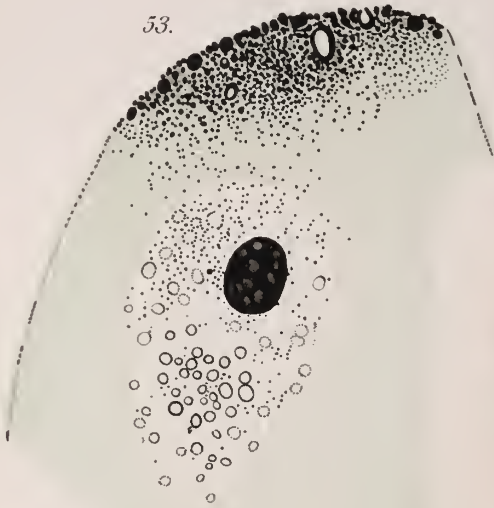


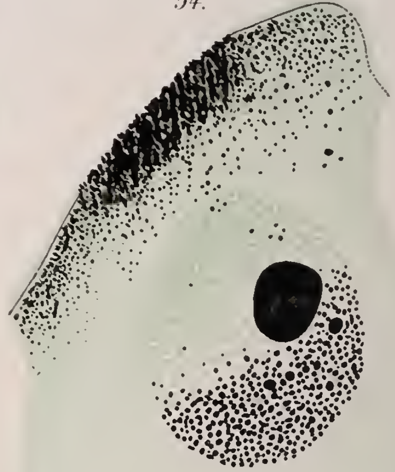
50.



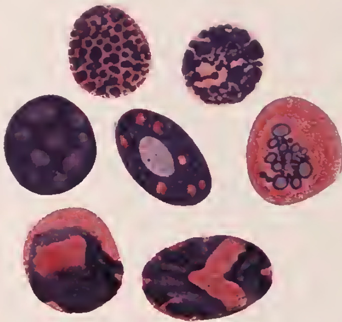
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

gelmann in Leipzig

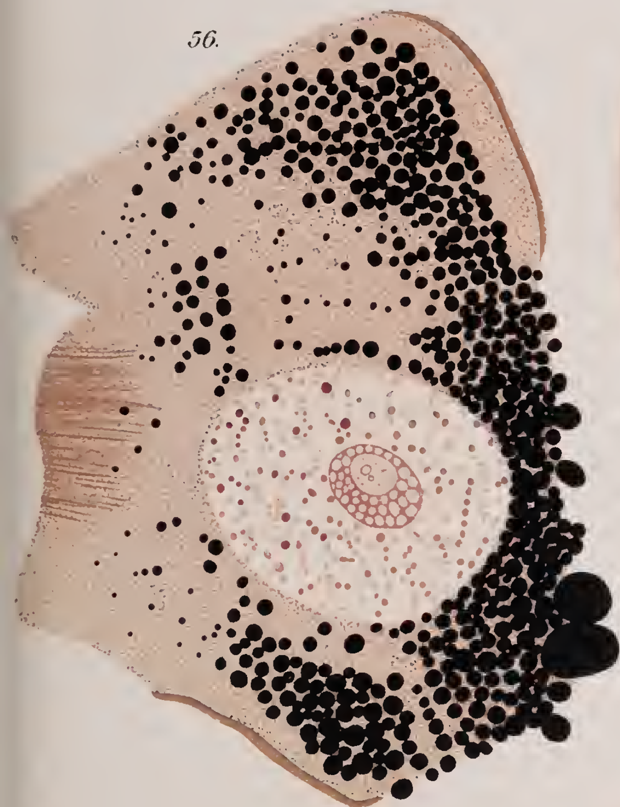

53.


54.

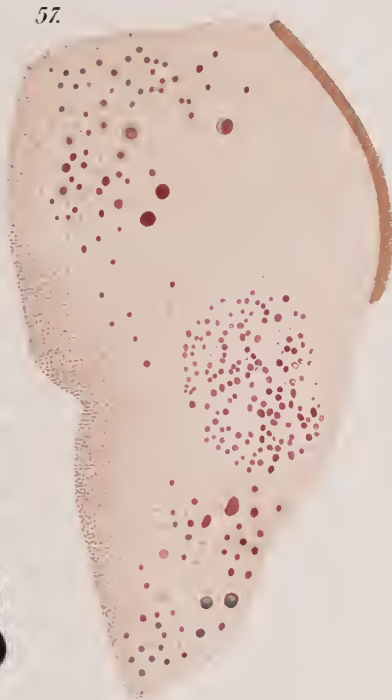

55.


59.

56.



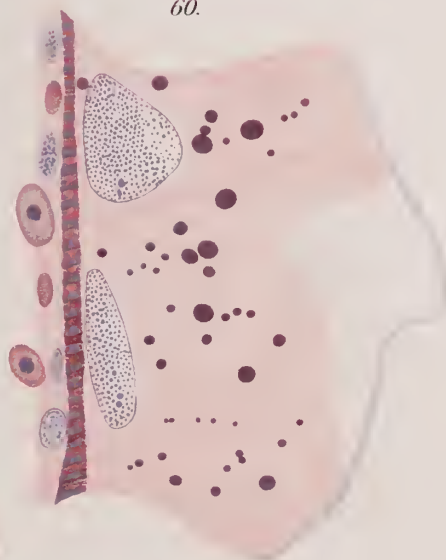
57.



58.



60.



gelmann in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.



Duesberg gez.

Verlag von Wilh



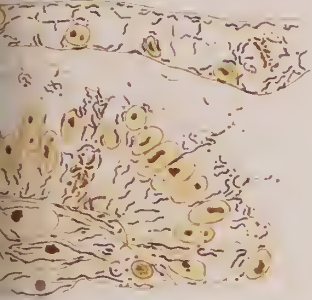
…gelmann in Leipzig. Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.



J Duesberg gez.

Verlag von Wilh.

12.



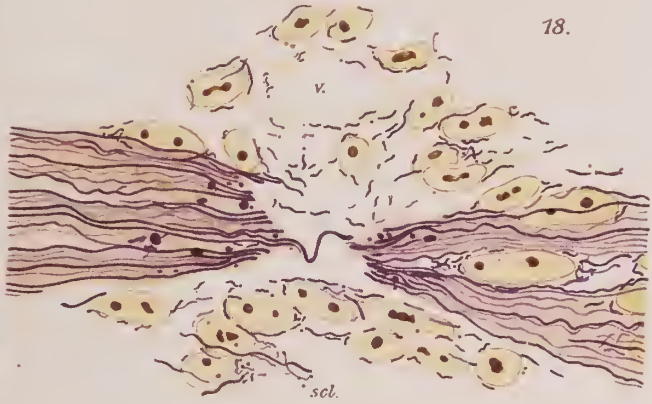
11.

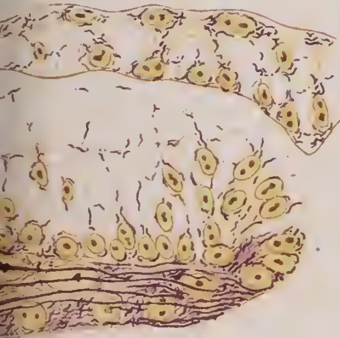


13.



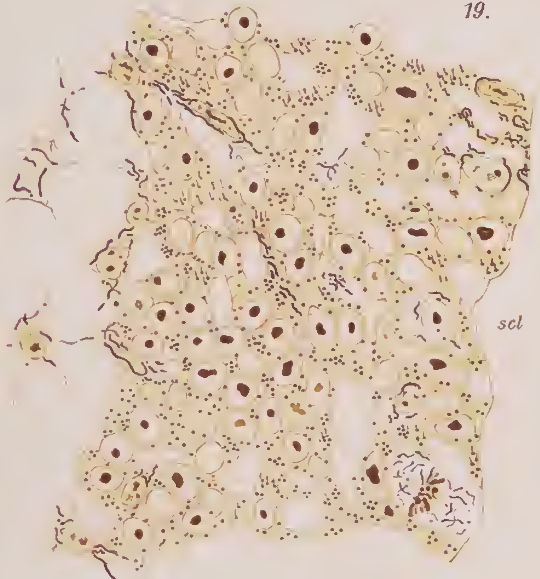
18.



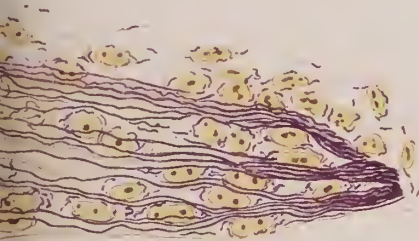


15

19.

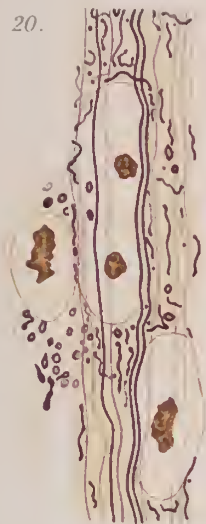


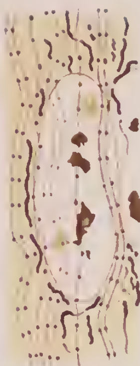
16.



...gelmann in Leipzig.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

20.


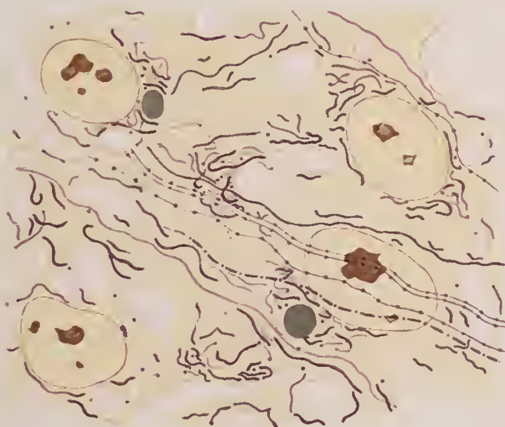
21.


24.


22.

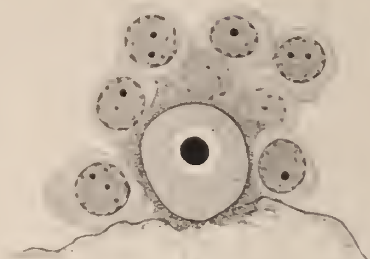

23.


26.


25.




1.



2.





9.



10.



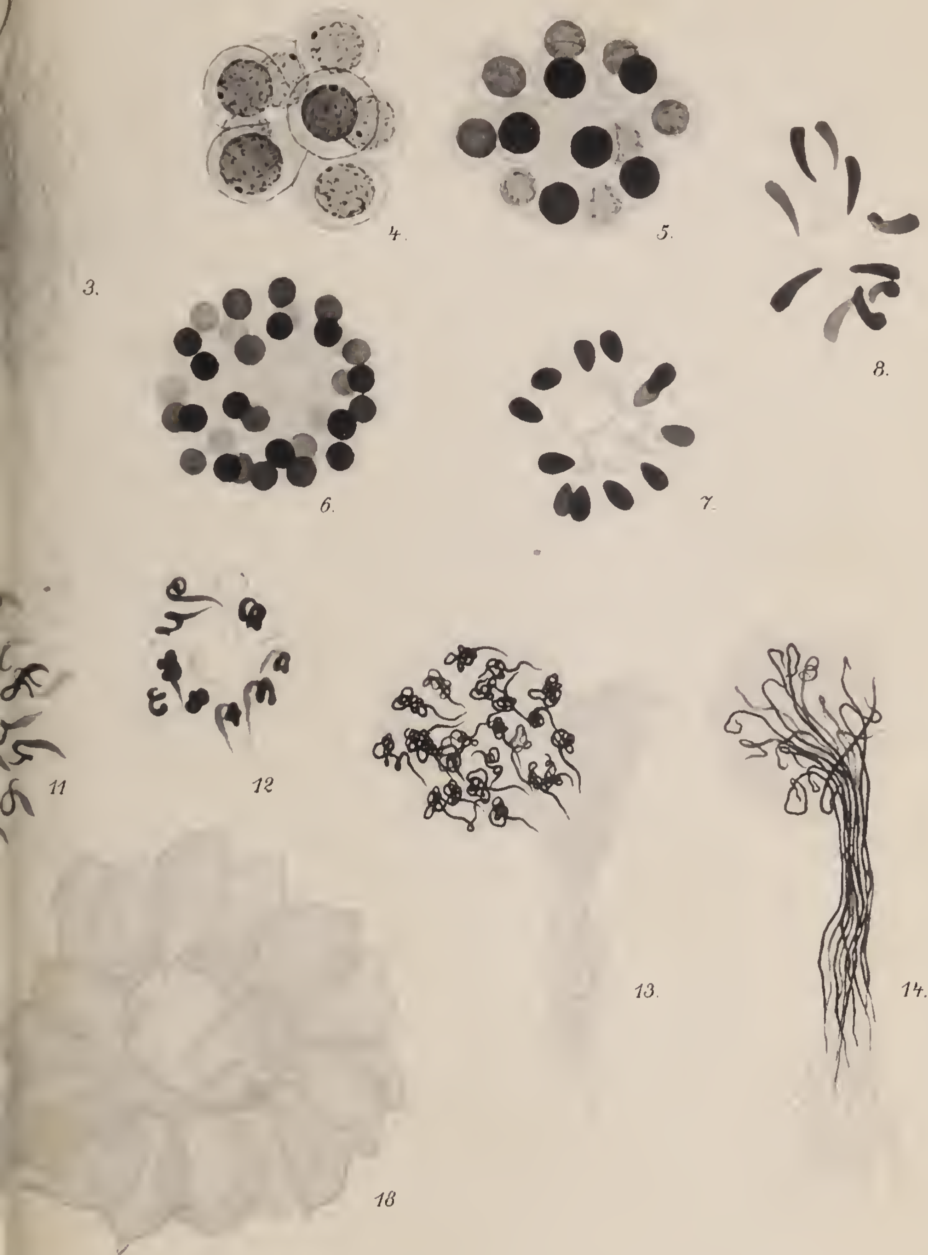
15.

16.

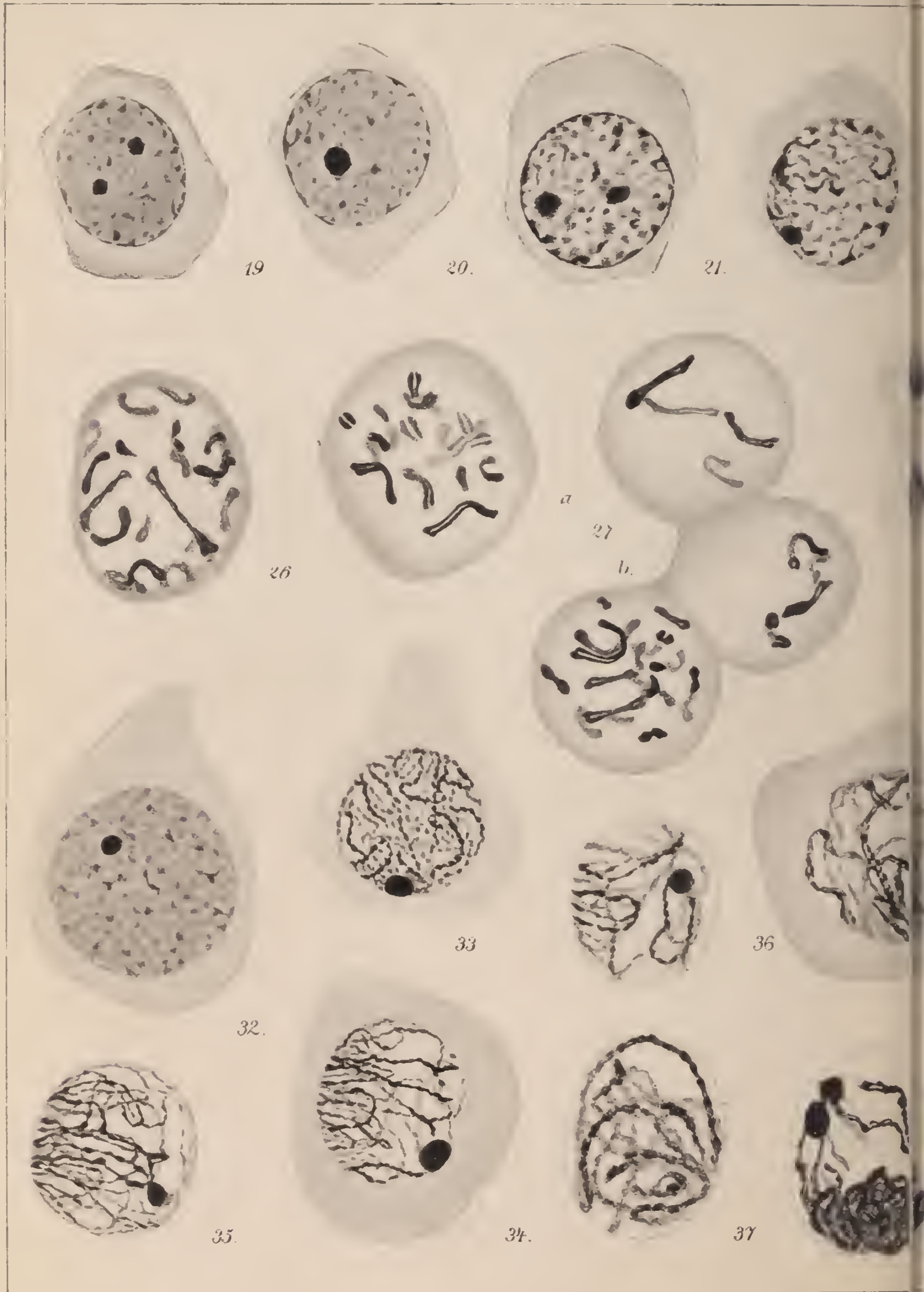
17.

Max Dingler del.

Verlag v. Wilheln

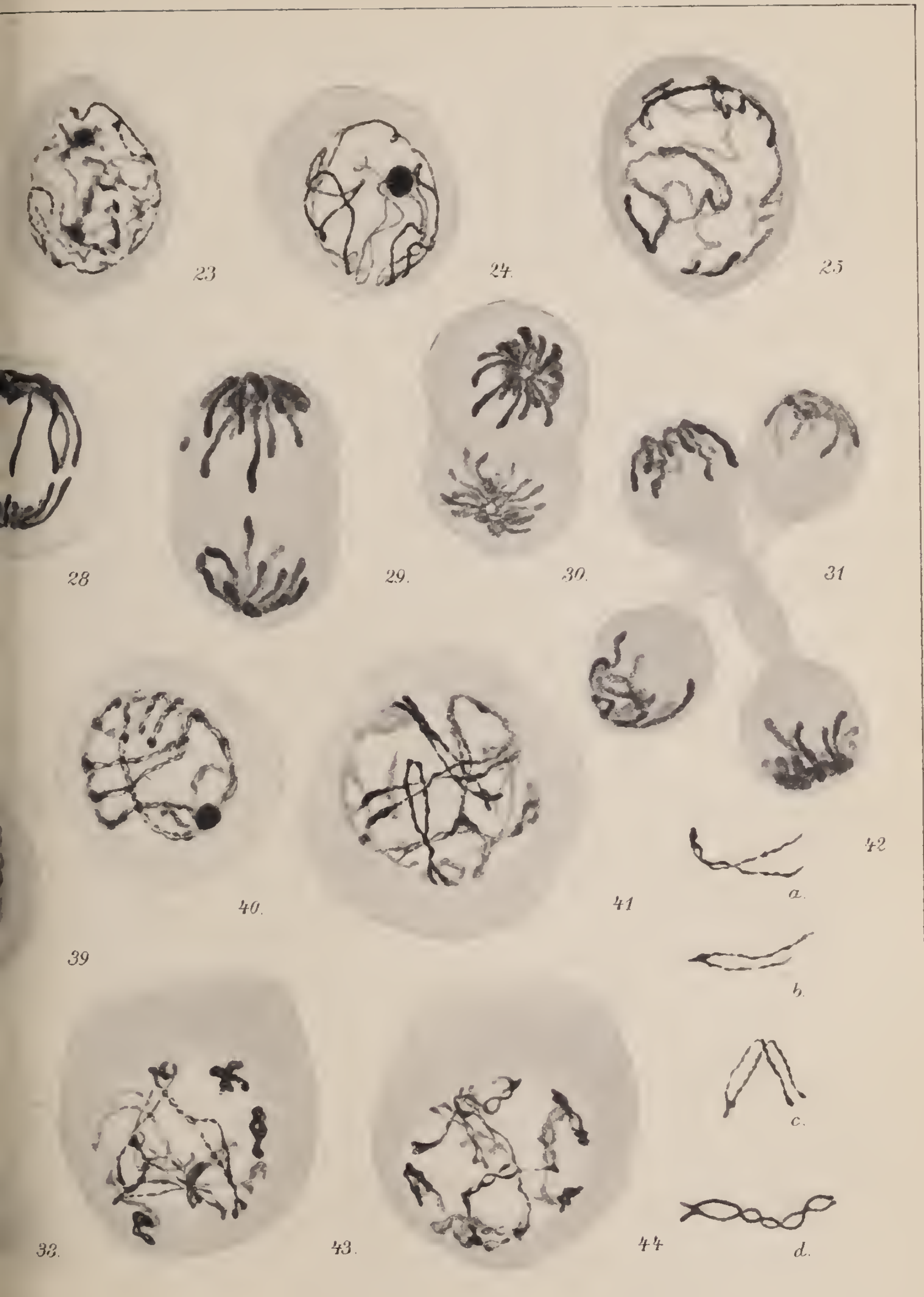


...gelmann, Leipzig.
Lichtdruck v. J. G. Roder G. m. b. H. Leipzig.



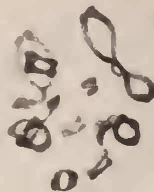
Max Dungler del.

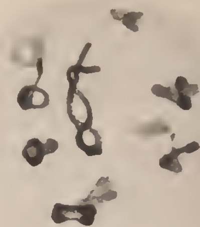
Verlag v. Wilhelm En

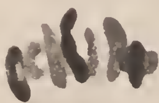


...nn Leipzig.
Lichtdruck v. C. G. Röder G.m.b.H, Leipzig


45


46.


47.


51

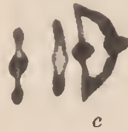

52.

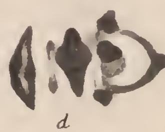

53

54


a


b.

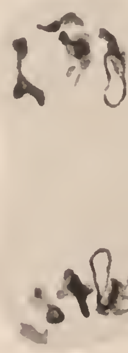

c


d


60.




58


59


67

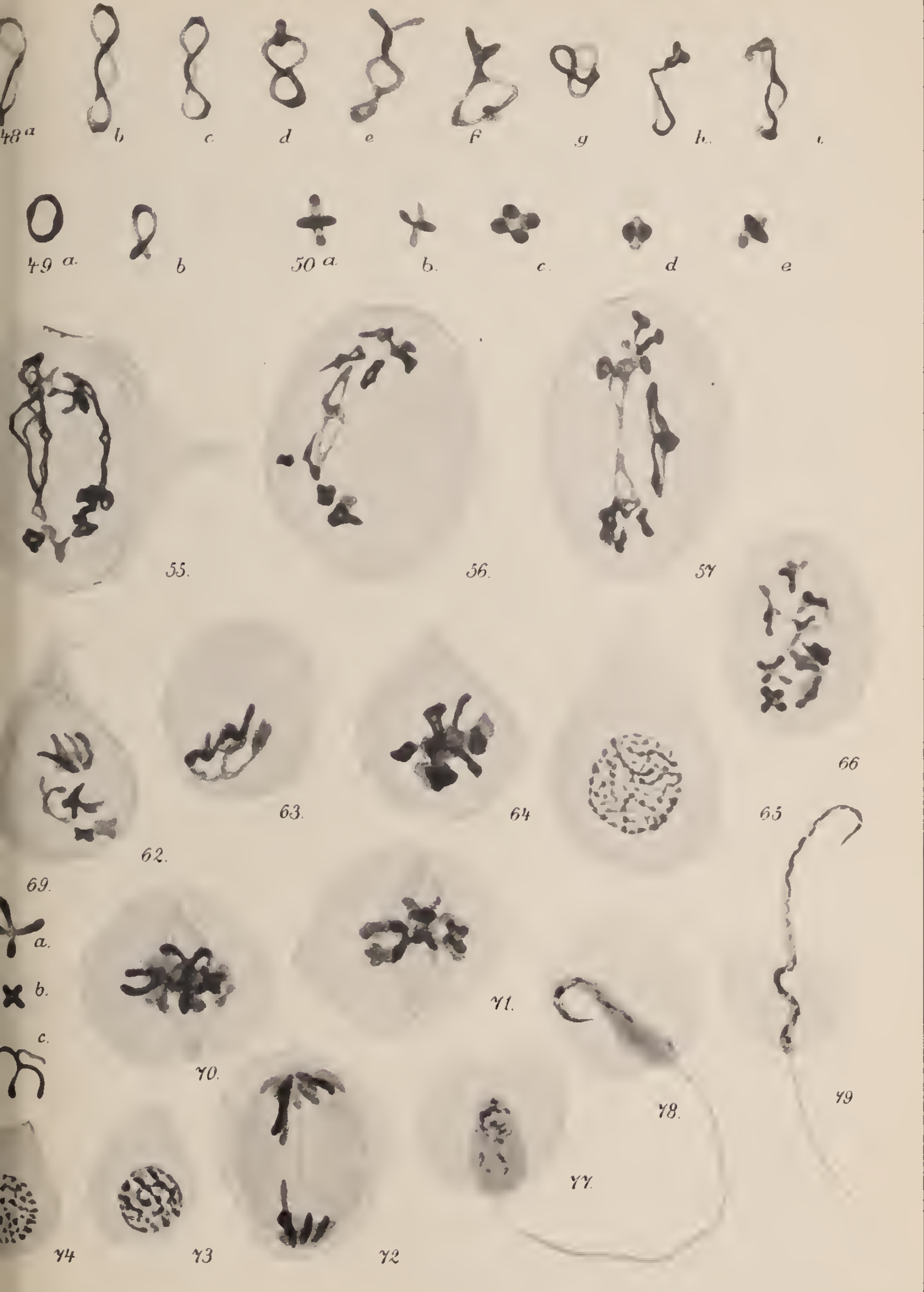



76


75

Max [illegible] del.

Verlag v. Wilhelm

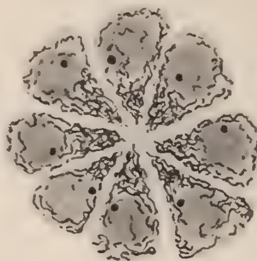


…ann, Leipzig

Lichtdruck v. C. G. Röder, G. m. b. H. Leipzig.



80



81.





86.



87.



88.



93



94.

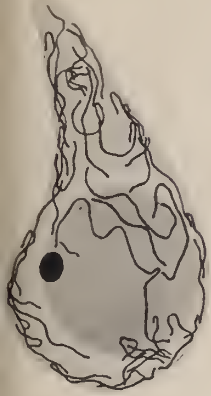


95

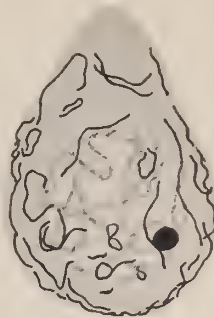


96

Max D[illegible] del. Verlag v. Wilhelm E[illegible]

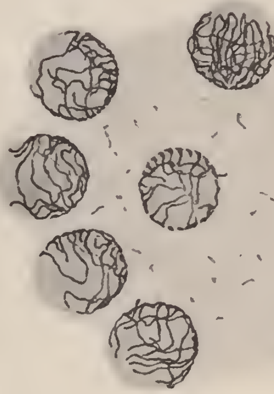

83.


84.

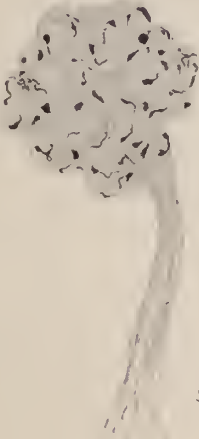

85


89.


90


91


97


98.


92

…nann, Leipzig

Lichtdruck v. C. G. Röder, G.m.b.H. Leipzig

ARCHIV
FÜR
ZELLFORSCHUNG

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. RICHARD GOLDSCHMIDT
PRIVATDOZENT AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN



VIERTER BAND
ERSTES HEFT
MIT 65 TEXTFIGUREN UND 10 TAFELN

AUSGEGEBEN AM 21. DEZEMBER 1909

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1909

Mitteilung an die Herren Mitarbeiter.

Sämtliche Beiträge für das Archiv für Zellforschung, deren Veröffentlichung in deutscher, französischer, englischer und italienischer Sprache erfolgen kann, bittet man an die Adresse des Herrn Privatdozent Dr. **R. Goldschmidt,** Zoologisches Institut, **München,** Alte Akademie zu senden.

Die Herren Mitarbeiter erhalten an *Honorar ℳ 40.—* für den Druckbogen. Überschreitet eine Arbeit den Umfang von 4 Bogen, so wird für den Mehrumfang ein Honorar nicht gewährt.

Den Herren Mitarbeitern werden 40 Sonderdrucke von ihren Abhandlungen und Aufsätzen unberechnet geliefert. Weitere Exemplare stehen auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten und unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind, zur Verfügung.

Die *Manuskripte* sind *nur einseitig beschrieben* und ***druckfertig*** einzuliefern **d. h. so, daß das Lesen der Korrektur in der Ausmerzung von Satzfehlern besteht, nicht in einer stilistischen oder sachlichen Umarbeitung.** Jedes Einschieben von Worten und ähnliche Änderungen sind mit entsprechenden Kosten verknüpft und sie müssen, wenn dadurch die normalen Korrekturkosten wesentlich erhöht werden, den betr. Herren Autoren zur Last gelegt werden.

Die *Zeichnungen* für Tafeln und Textabbildungen (diese mit genauer Angabe, wohin sie im Text gehören) werden auf *besondern* Blättern erbeten, auch wolle man beachten, daß für eine getreue und saubere Wiedergabe gute Vorlagen unerläßlich sind. Anweisungen für zweckmäßige Herstellung der Zeichnungen mit Proben der verschiedenen Reproduktionsverfahren stellt die Verlagsbuchhandlung den Herren Mitarbeitern auf Wunsch zur Verfügung. Bei photographisch aufgenommenen Abbildungen wird gebeten, die *Negative* bei Absendung des Manuskripts unmittelbar *an die Verlagsbuchhandlung* zu schicken.

Die Veröffentlichung der Arbeiten geschieht in der Reihenfolge, in der sie druckfertig in die Hände der Redaktion gelangen, falls nicht besondere Umstände ein späteres Erscheinen notwendig machen.

Die Korrekturbogen werden den Herren Verfassern von der Verlagsbuchhandlung regelmäßig zugeschickt, und es wird dringend um deren *sofortige Erledigung* und Rücksendung (ohne das Manuskript) an die Verlagsbuchhandlung gebeten. *Von etwaigen Änderungen des Aufenthalts oder vorübergehender Abwesenheit bittet man, die Redaktion oder die Verlagsbuchhandlung* ***sobald als möglich*** *in Kenntnis zu setzen. Bei säumiger Ausführung der Korrekturen hat der Verfasser es sich selbst zuzuschreiben, wenn seine Arbeit etwa für ein späteres Heft zurückgestellt werden muß.*

Redaktion und Verlagsbuchhandlung.

ARCHIV
FÜR
ZELLFORSCHUNG

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. RICHARD GOLDSCHMIDT
PRIVATDOZENT AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN



VIERTER BAND
ZWEITES UND DRITTES HEFT
MIT 26 TEXTFIGUREN UND 14 TAFELN

AUSGEGEBEN AM 8. FEBRUAR 1910

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1910

Mitteilung an die Herren Mitarbeiter.

Sämtliche Beiträge für das Archiv für Zellforschung, deren Veröffentlichung in deutscher, französischer, englischer und italienischer Sprache erfolgen kann, bittet man an die Adresse des Herrn Privatdozent Dr. **R. Goldschmidt,** Zoologisches Institut, **München,** Alte Akademie zu senden.

Die Herren Mitarbeiter erhalten an *Honorar ℳ 40.—* für den Druckbogen. Überschreitet eine Arbeit den Umfang von 4 Bogen, so wird für den Mehrumfang ein Honorar nicht gewährt.

Den Herren Mitarbeitern werden 40 Sonderdrucke von ihren Abhandlungen und Aufsätzen unberechnet geliefert. Weitere Exemplare stehen auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten und unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind, zur Verfügung.

Die *Manuskripte* sind *nur einseitig beschrieben* und ***druckfertig*** einzuliefern, **d. h. so, daß das Lesen der Korrektur in der Ausmerzung von Satzfehlern besteht, nicht in einer stilistischen oder sachlichen Umarbeitung.** Jedes Einschieben von Worten und ähnliche Änderungen sind mit entsprechenden Kosten verknüpft und sie müssen, wenn dadurch die normalen Korrekturkosten wesentlich erhöht werden, den betr. Herren Autoren zur Last gelegt werden.

Die *Zeichnungen* für Tafeln und Textabbildungen (diese mit genauer Angabe, wohin sie im Text gehören) werden auf *besondern* Blättern erbeten, auch wolle man beachten, daß für eine getreue und saubere Wiedergabe gute Vorlagen unerläßlich sind. Anweisungen für zweckmäßige Herstellung der Zeichnungen mit Proben der verschiedenen Reproduktionsverfahren stellt die Verlagsbuchhandlung den Herren Mitarbeitern auf Wunsch zur Verfügung. Bei photographisch aufgenommenen Abbildungen wird gebeten, die *Negative* bei Absendung des Manuskripts unmittelbar *an die Verlagsbuchhandlung* zu schicken.

Die Veröffentlichung der Arbeiten geschieht in der Reihenfolge, in der sie druckfertig in die Hände der Redaktion gelangen, falls nicht besondere Umstände ein späteres Erscheinen notwendig machen.

Die Korrekturbogen werden den Herren Verfassern von der Verlagsbuchhandlung regelmäßig zugeschickt, und es wird dringend um deren *sofortige Erledigung* und Rücksendung (ohne das Manuskript) an die Verlagsbuchhandlung gebeten. *Von etwaigen Änderungen des Aufenthalts oder vorübergehender Abwesenheit bittet man, die Redaktion oder die Verlagsbuchhandlung* ***sobald als möglich*** *in Kenntnis zu setzen. Bei säumiger Ausführung der Korrekturen hat der Verfasser es sich selbst zuzuschreiben, wenn seine Arbeit etwa für ein späteres Heft zurückgestellt werden muß.*

Redaktion und Verlagsbuchhandlung.

ARCHIV
FÜR
ZELLFORSCHUNG

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. RICHARD GOLDSCHMIDT
PRIVATDOZENT AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN



VIERTER BAND

VIERTES HEFT

MIT 14 TEXTFIGUREN UND 11 TAFELN

AUSGEGEBEN AM 8. MÄRZ 1910

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1910

Mitteilung an die Herren Mitarbeiter.

Sämtliche Beiträge für das Archiv für Zellforschung, deren Veröffentlichung in deutscher, französischer, englischer und italienischer Sprache erfolgen kann, bittet man an die Adresse des Herrn Privatdozent Dr. **R. Goldschmidt,** Zoologisches Institut, **München,** Alte Akademie zu senden.

Die Herren Mitarbeiter erhalten an *Honorar ℳ 40.—* für den Druckbogen. Überschreitet eine Arbeit den Umfang von 4 Bogen, so wird für den Mehrumfang ein Honorar nicht gewährt.

Den Herren Mitarbeitern werden 40 Sonderdrucke von ihren Abhandlungen und Aufsätzen unberechnet geliefert. Weitere Exemplare stehen auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten und unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind, zur Verfügung.

Die *Manuskripte* sind *nur einseitig beschrieben* und ***druckfertig*** einzuliefern, **d. h. so, daß das Lesen der Korrektur in der Ausmerzung von Satzfehlern besteht, nicht in einer stilistischen oder sachlichen Umarbeitung.** Jedes Einschieben von Worten und ähnliche Änderungen sind mit entsprechenden Kosten verknüpft und sie müssen, wenn dadurch die normalen Korrekturkosten wesentlich erhöht werden, den betr. Herren Autoren zur Last gelegt werden.

Die *Zeichnungen* für Tafeln und Textabbildungen (diese mit genauer Angabe, wohin sie im Text gehören) werden auf *besondern* Blättern erbeten, auch wolle man beachten, daß für eine getreue und saubere Wiedergabe gute Vorlagen unerläßlich sind. Anweisungen für zweckmäßige Herstellung der Zeichnungen mit Proben der verschiedenen Reproduktionsverfahren stellt die Verlagsbuchhandlung den Herren Mitarbeitern auf Wunsch zur Verfügung. Bei photographisch aufgenommenen Abbildungen wird gebeten, die *Negative* bei Absendung des Manuskripts unmittelbar *an die Verlagsbuchhandlung* zu schicken.

Die Veröffentlichung der Arbeiten geschieht in der Reihenfolge, in der sie druckfertig in die Hände der Redaktion gelangen, falls nicht besondere Umstände ein späteres Erscheinen notwendig machen.

Die Korrekturbogen werden den Herren Verfassern von der Verlagsbuchhandlung regelmäßig zugeschickt, und es wird dringend um deren *sofortige Erledigung* und Rücksendung (ohne das Manuskript) an die Verlagsbuchhandlung gebeten. *Von etwaigen Änderungen des Aufenthalts oder vorübergehender Abwesenheit bittet man, die Redaktion oder die Verlagsbuchhandlung* ***sobald als möglich*** *in Kenntnis zu setzen. Bei säumiger Ausführung der Korrekturen hat der Verfasser es sich selbst zuzuschreiben, wenn seine Arbeit etwa für ein späteres Heft zurückgestellt werden muß.*

Redaktion und Verlagsbuchhandlung.

Inhalt des 4. Heftes.

Seite

Stanisław Maziarski, Sur les changements morphologiques de la structure nucléaire dans les cellules glandulaires. Contribution à l'étude du noyau cellulaire. (Avec planches XXIV—XXVII) 443

J. Duesberg, Les chondriosomes des cellules embryonnaires du poulet, et leur rôle dans la genèse des myofibrilles, avec quelques observations sur le développement des fibres musculaires striées. (Avec 10 figures dans le texte et planches XXVIII—XXX). 602

Max Dingler, Über die Spermatogenese des Dicrocoelium lanceatum Stil. et Hass. (Distomum lanceolatum). (Mit 4 Fig. im Text u. Taf. XXXI bis XXXIV) 672

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Inhalt des 2. u. 3. Heftes.

Seite

MAX JÖRGENSEN, Beiträge zur Kenntnis der Eibildung, Reifung, Befruchtung und Furchung bei Schwämmen (Syconen). (Mit 1 Fig. im Text und Taf. XI—XV) 163

H. E. JORDAN, A cytological study of the egg of Cumingia with special reference to the history of the chromosomes and the centrosome. (With plates XVI—XVIII) 243

M. v. DERSCHAU, Zur Frage eines Makronucleus der Pflanzenzelle. (Mit 8 Fig. im Text) 254

JULIUS SCHAXEL, Die Morphologie des Eiwachstums und der Follikelbildungen bei den Ascidien. Ein Beitrag zur Frage der Chromidien bei Metazoen. (Mit 1 Fig. im Text u. Taf. XIX—XXI) 265

HUBERT ERHARD, Studien über Flimmerzellen. (Mit 16 Fig. im Text u. Taf. XXIII u. XXIV) 309

Diesem Heft sind Ankündigungen beigelegt von **Wilhelm Engelmann** in **Leipzig** über **Driesch, Philosophie des Organischen, Schneider, Tierpsychologie** und über **Steinmann, Geolog. Grundlagen.**

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Inhalt des 1. Heftes.

Seite
METHODI POPOFF, Experimentelle Zellstudien. III. Über einige Ursachen der physiologischen Depression der Zelle. (Mit 3 Fig. im Text u. Taf I—II) 1
WILHELM FRIES, Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von Branchipus Grub. und der parthenogenetischen Generationen von Artemia salina. (Mit Taf. III—V) 44
R. GOLDSCHMIDT, Das Skelett der Muskelzelle von Ascaris nebst Bemerkungen über den Chromidialapparat der Metazoenzelle. (Mit 3 Fig. im Text u. Taf. VI—IX) 81
ALICE M. BORING, A small chromosome in Ascaris megalocephala. (With plate X) 120
TH. BOVERI, Über »Geschlechtschromosomen« bei Nematoden. (Mit 2 Fig. im Text) 132
THEODOR MOROFF, Entwicklung der Nesselzellen bei Anemonia. (Ein Beitrag zur Physiologie des Zellkerns). (Mit 57 Fig. im Text) 142

Diesem Heft sind von der Verlagsbuchhandlung **Wilhelm Engelmann** in **Leipzig** Ankündigungen beigelegt über: **Keller, Antike Tierwelt I, Schneider, Tierpsychologie** und über die **„Scientia“**.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig


AMNH LIBRARY
100229674